Paul TREHEN

RECHERCHES SUR LES EMPIDIDES A LARVES EDAPHIQUES

UNIVERSITÉ
DE RENNES
1971

Digitized by the Internet Archive
in 2026

https://archive.org/details/IA41552711_0007

Série : C
N° d'ordre : 133
N° de sèrie : 44
N° A. O. 5892

THESE

PRÉSENTÉE

DEVANT L'UNIVERSITE DE RENNES

U. E. R. DES SCIENCES BIOLOGIQUES

POUR OBTENIR

LE GRADE DE DOCTEUR ES-SCIENCES NATURELLES

PAR

Paul TRÉHEN

Contribution à une étude d'intérêt phylogénétique chez les Diptères *Empididae* : recherches morphologiques, écologiques et éthologiques chez les espèces à larves édaphiques.

Soutenue le 25 Juin 1971 devant la Commission d'examen

MM. P. RAZET	Professeur à l'Université de Rennes U. E. R. des Sciences Biologiques.	*Président*
G. RICHARD	Professeur à l'Université de Rennes U.E.R. des Sciences du Comportement et de l'Environnement.	
Cl. DELAMARE-DEBOUTTEVILLE	Professeur au Muséum d'Histoire Naturelle.	*Examinateurs*
F. VAILLANT	Professeur à l'Université de Grenoble.	
J. A. RIOUX	Professeur à l'Université de Montpellier.	

UNIV.
LEIDEN
BIBL.

UNIVERSITE DE RENNES

U.E.R. issues de la FACULTE DES SCIENCES

Doyens Honoraires

M. MILON Y.
M. TREHIN R.
M. SCHMITT M.
M. LE MOAL H.
M. MARTIN Y.

Professeurs Honoraires

M. ANTOINE L.
M. FREYMANN R.
M. HAGENE P.
M. POISSON R.
M. ROHMER R.
M. TREHIN R.
M. SALMON-LEGAGNEUR F.
M. des ABBAYES H.
M. MILON Y.

Maîtres de Conférences Honoraires

M. GRILLET L.
M. LECRECQ A.

Mathématiques

Professeurs

Melle CHARPENTIER M.
M. GUERINDON J.
M. METIVIER M.
M. GIORGIUTTI I.
M. BRUNEL A.
M. TOUGERON J.C.

Maîtres de Conférences & Chargés de Cours

M. LEGOUPIL J.
M. HOUDEBINE J.
M. EUVRARD D.
M. LIEUTAUD M.
M. NEDELEC J.C.
M. VERJUS J.P.
M. TRILLING L.

Physique

M. VACHER M.
M. VIGNERON L.
M. LE BOT J.
Mme ROBIN née SALOMOND
M. ROBIN S.
M. LE MONTAGNER S.
M. MEVEL J.Y.
M. MEINNEL J.
M. REGENSTREIF E.
M. BRUN P.
M. LE ROUX E.
M. DUBOST
M. GUIDINI
M. HAEUSLER C.
M. ARQUES P.Y.
M. DECAMPS E.
M. NUSIMOVICI M.A.

Chimie

M. VENE J.
M. LEVAS E.
M. PELTIER D.
M. PRIGENT J.
M. JOUAN P.
M. FOUCAUD A.
M. LANG J.
M. CARRIER R.
M. GUERILLOT C.
M. KERFANTO M.
M. DABARD R.

M. GRANDJEAN D.
M. LUCAS J.
M. DUVAL J.
M. TALLEC A.

Zoologie

M. RICHARD G.
M. MAILLET P.
M. BOISTEL J.
M. RAZET P.
M. FOLLIOT R.
M. ALLEGRET P.
M. MANIEY J.
M. JOLY J.
M. POSTEL (Professeur associé)

M. LEFEUVRE J.C.

Botanique

M. VILLERET S.
M. CLAUSTRES G.
Melle GOAS M.
M. MAGNE F.
Melle GOAS G.

Mme LEMOINE C.

Géologie

M. COGNE J.
Melle DURAND S.
M. PHILIPPOT A.

M. BOILLOT G.
M. HAMEURT J.

Le Conseiller Administratif des Services Universitaires

M. R. BOURDIGUEL

AVANT-PROPOS

Je remercie très vivement Monsieur le Professeur POISSON, Membre Correspondant de l'Institut, pour le rôle déterminant qu'il a eu au début de ma carrière universitaire. Il m'a accueilli au sein de son Laboratoire, et fait profiter de sa haute érudition zoologique. Ses encouragements et ses nombreux conseils ont très fortement influencé l'orientation de cette thèse. Qu'il veuille bien être assuré de mon attachement et de ma profonde reconnaissance.

Je tiens à exprimer ma vive gratitude à Monsieur le Professeur RAZET, qui a bien voulu accepter la Présidence du jury de cette thèse. Il m'a fait bénéficier pendant plusieurs années de ses conseils avisés et de ses critiques, et m'a permis de disposer de tous les moyens matériels nécessaires. En dépit de lourdes charges administratives et scientifiques, il a suivi de très près la mise au point définitive de ce manuscrit. Qu'il trouve ici l'expression de ma sincère reconnaissance.

Dès les premiers stages d'initiation à la recherche organisés par Monsieur le Professeur RICHARD, à Paimpont en 1957, j'ai été convaincu de réaliser un travail écoéthologique sur les Diptères *Empididae*. Je suis très heureux de lui exprimer mes sincères remerciements pour m'avoir encouragé et conseillé depuis mes premiers pas de chercheur jusqu'à la préparation de cette thèse. Je lui suis reconnaissant de m'avoir initié aux techniques multiples d'injection de système nerveux et de reconstitution si largement utilisées dans son laboratoire.

En 1965, au moment où j'ai désiré donner à ce travail son sens écologique, j'ai bénéficié des conseils et des encouragements de Monsieur le Professeur DELAMARE-DEBOUTTEVILLE. Il m'a reçu et introduit auprès de l'équipe qu'il dirige. J'en ai recueilli l'essentiel des idées de base pour la recherche des larves édaphiques. Je lui exprime ma profonde gratitude et suis très sensible à l'honneur qu'il me fait en siégeant à ce jury.

Monsieur le Professeur VAILLANT a suivi nos recherches depuis leur début. J'ai sollicité ses critiques en raison de sa haute compétence diptérologique. Je lui suis très reconnaissant pour l'intérêt qu'il porte à ce travail en acceptant de le juger.

J'ai pu définir un plan efficace de recherche des gîtes larvaires, à la suite d'un stage dans le Laboratoire de Monsieur le Professeur RIOUX, je lui en suis très reconnaissant, et suis très heureux qu'il ait accepté de siéger dans ce jury.

Monsieur le Professeur SELLIER m'a permis d'utiliser le microscope à balayage J.S.M. 2 du groupe de recherche de Nantes, sur son propre temps d'utilisation ; je lui exprime ma vive gratitude.

Enfin, je ne saurais oublier tous ceux qui m'ont apporté leur aide et leurs encouragements dans la réalisation de ce travail.

Monsieur LEFEUVRE, Maître de Conférences est venu sur le terrain, a lu et critiqué chaque étape de cette recherche. Il m'a fait bénéficier de sa connaissance approfondie des organes alaires des Insectes mais aussi d'une grande expérience des problèmes de terrain.

Monsieur TOUFFET, Maître-Assistant et Monsieur LEVASSEUR,Assistant, m'ont, à plusieurs reprises, apporté leur aide dans tout ce qui concerne la description pédologique et phytosociologique des stations. De même, la partie écologique a été rendue possible grâce à la collaboration de Monsieur GUEGUEN et Madame SELLIN-ALLEXANDRE . Ils ont constitué le point de départ d'un travail en équipe qui devrait maintenant se développer.

Le travail technique d'analyse physicochimique du sol a été réalisé, en partie, par Mademoiselle LE PIVER, Aide Biologiste au C.N.R.S. dont j'ai apprécié l'efficacité et la compétence.

Monsieur BADOUL m'a accompagné dans chacune des sorties sur le terrain avec l'esprit de collaboration qui le caractérise.

Enfin, Madame BRIENT et Monsieur STEINHART ont assuré avec un soin minutieux et beaucoup de dévouement la présentation dactylographique et les illustrations photographiques de cette thèse.

Qu'ils soient tous remerciés très sincèrement, ainsi que tous ceux et ils sont nombreux, qui, a un titre ou à un autre, ont apporté leur contribution, à l'élaboration de ce travail.

L'impression définitive a été réalisée par le service O F F S E T T du Complexe Scientifique de Beaulieu.

" Rares sont de nos jours, les naturalistes qui ne reculent pas devant la tâche écrasante d'apprendre la Zoologie générale, c'est-à-dire de connaître les animaux dans leur position systématique, la complexité de leur structure, leurs fonctions, leur manière de se comporter etc... Ce savoir est cependant indispensable à qui souhaite acquérir une exacte compréhension de l'évolution dans son ensemble ".

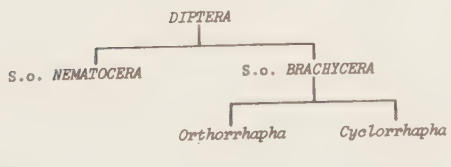
R.A. POISSON,1966.

INTRODUCTION GENERALE

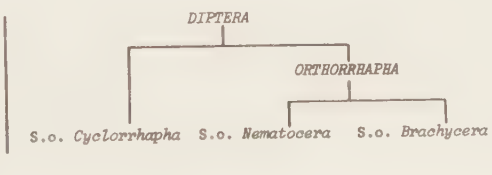
La systématique des Diptères repose essentiellement sur des bases morphologiques . Cependant, si la distribution entre Brachycères et Nématocères est définie d'après le nombre d'articles des antennes, ce sont les observations biologiques de leur mode d'exuviation au moment de l'éclosion imaginale qui ont permis de séparer les Orthorrhaphes des Cyclorrhaphes.

Ces critères "nombre d'articles aux antennes" ou "modalités de la déhiscence des nymphes à la mue imaginale" ne suffisent pourtant pas à établir des séparations nettes au sein des Diptères. Si l'on se rapporte à deux classifications adoptées sensiblement à la même époque, on voit que leurs auteurs (SEGUY,1961 ; COLYER,1951) ont attribué à ces mêmes critères une valeur hiérarchique différente :

d'après SEGUY,1961.



d'après COLYER,1951.



De semblables incertitudes sont dues au petit nombre de critères retenus. Divers auteurs ayant fait bien avant nous la même constatation ont tenté d'augmenter ce nombre, par la recherche de domaines originaux, de comparaisons empruntées à la paléontologie (RODENDORFF,1961), à l'anatomie comparée d'organes tels que "Complexe neurosécréteur" (POSSOMPES,1947), au système trachéen (WHITTEN,1955 ;BRAUNS,1952) à des études caryologiques ou biochimiques , systématiques etc...

La classification adoptée par SEGUY montre que parmi les Brachycères, les Orthorrhaphes comprennent 5 superfamilles, divisées elles-mêmes en un nombre varié de familles comme le montre le tableau ci-dessous.

STRATIOMYIOIDEA	*Stratiomyiidae* *Rhachiceridae* *Solvidae*	*ASILOIDEA*	*Mydaidae* *Asilidae* *Bombyliidae* *Therevidae* *Apioceridae* *Scenopinidae*
TABANOIDEA	*Erinnidae* *Coenomyiidae* *Pantophthalmidae* *Rhagionidae* *Tabanidae*	*EMPIDOIDEA*	*Hilarimorphidae* *Empididae* *Dolichopodidae*
NEMESTRINOIDEA	*Nemestrinidae* *Oncodidae*		

Dans cet ensemble assez hétérogène, remanié de nombreuses fois (1) par divers systématiciens, les *Stratiomyiidae* sont considérés comme les plus primitifs, tandis que les *Dolichopodidae* sont les plus évolués. Ces derniers montrent une grande uniformité de leur nervation alaire, apparentée à celle des *Cyclorrhaphes* ; cette constatation est renforcée par l'anatomie de leurs derniers segments abdominaux (BAHRMANN,1966) qui rappellent " *l'hypopygium circumversum* " des Diptères supérieurs (EMDEN et HENNIG,1956).

La réunion des *Dolichopodidae* aux *Empidoidea* est solidement établie, par la ressemblance morphologique de leurs formes larvaires (BISHOFF, 1904, DYTE 1967), bien qu'ils présentent de grandes divergences dans leur aspect à l'état imaginal.

Les *Empididae*,objets du présent travail, sont remarquables par une nervation alaire primitive, par les cellules basales fermées et la présence des nervures cubitale et anale. Leur chétotaxie faite de soies thoraci-

---

(1) La séparation entre les diverses superfamilles n'est pas toujours absolue et certaines familles sont rattachées à l'une puis à l'autre, il en est ainsi pour les *Hilarimorphidae* dont l'affinité avec les *Empididae*, puis avec les *Bombylides* a fait l'objet de longues discussions (COLLIN,1961, BAHRMANN,1961); de même les *Lonchopteridae* maintenant considérés comme Cyclorrhaphes ont été rattachés aux *Empidoidea*.

ques plus nombreuses est également plus archaïque que celle des *Dolichopodidae*. COLLIN (1961) définit ainsi cette famille : " *The* Empididae *show much greater morphological restleness' not only in the venation, but in many other features, and are certainly more primitive than the* Dolichopodidae ".

Les *Empididae* comprennent plusieurs sous-familles dont certaines présentent des caractères morphologiques et biologiques extrêmement différents, aussi bien chez les quelques formes larvaires connues que chez les imagos. Plusieurs classifications ont été proposées successivement par différents auteurs.

MELANDER 1902	MELANDER 1954	LINDNER 1958	COLLINS 1961
Tachydromiinae	*Corynetinae*	*Tachydromiinae*	*Tachydromiinae*
Hemerodromiinae	*Hemerodromiinae*	*Hemerodromiinae*	*Hemerodromiinae*
	Atalantinae	*Atalantinae*	
	Brachystomatinae (Homalocneminae)		
	Ceratominae		
Empidinae	*Empidinae*	*Empidinae*	*Empidinae*
	Ocydromiinae	*Ocydromiinae*	
Hybotinae	*Neozinae (Hybotinae)*	*Neozinae (Hybotinae)*	*Hybotinae*

Les quatre classifications citées ne sont pas incompatibles et les différences signalées correspondent soit à l'absence des espèces de la faune étudiée (les *Brachystomatinae* n'existent qu'en Amérique du Nord), soit à des regroupements évitant les confusions possibles et simplifiant les ouvrages de déterminations auxquels ils étaient destinés. COLLIN justifie ainsi sa classification : " *The four subfamilies thus retained, are more easily defined than would otherwise be the case and possible causes of confusion are avoided. When it comes to a question of illustrating the true phylogenetic relationship of the various it will certainly be necessary to form manymore sub-families".(1).*

(1) Les quatre sous-familles ainsi retenues sont définies beaucoup plus aisément et les causes possibles de confusion sont évitées. S'il était question d'illustrer les véritables relations phylétiques, il serait nécessaire de séparer beaucoup plus de sous-familles ".

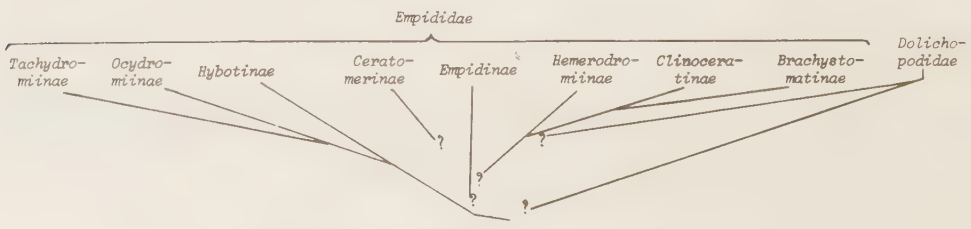
Les critères morphologiques utilisés par nos prédécesseurs, ne permettent pas à eux seuls d'atteindre une classification logique, utilisable d'un point de vue phylogénétique . Des travaux récents, faisant appel aussi bien à des critères morphologiques qu'éthologiques ont entraîné un bouleversement complet de la systématique et des conceptions phylogénétiques de certains ordres comme les *Blattaria* (McKITTRICK,1961).

La multiplicité du domaine d'investigation permet d'éviter les phénomènes de convergence, et amène à une meilleure compréhension des interactions entre espèce et famille. Partant de ce point de vue, nous avons tenu compte chez les *Empididae*, des critères suivants :

- Les ailes : NIEMCZYK (1961) après ZACWILICHOWSKI (1934) insiste sur l'importance de l'organisation alaire dans la systématique des Diptères. La nervation ainsi que la distribution des terminaisons sensorielles sur toute la surface alaire suivent le degré de spécialisation de l'Insecte. Les travaux de HENNING (*in* BYERS,1969) ont, en outre, permis de constater que les conditions du milieu extérieur, basse température par exemple, peuvent entraîner, chez certains *Tipulidae*, une réduction des capacités de vol. *Chersodromia cursitans* Zett. (Diptère *Empididae*) présente une réduction des ailes dans les populations localisées aux biotopes saumâtres du Calvados (MERCIER,1925).

Malgré l'intérêt du sujet, il n'existe encore actuellement aucun travail comparatif traitant de l'organe alaire des *Empidinae*.

- Les pièces buccales : Avec les *genitalia*, elles sont parmi les structures ayant déjà donné matière aux contributions les plus importantes à la phylogénie au sein des Diptères *Empididae*, (KRYSTOPH,1962 ; BAHRMANN,1961). Elles ont montré la présence dans cette famille de deux groupes , d'une part les *Hybotinae*, les *Tachydromiinae* et les *Ocydromiinae* , d'autre part, les autres familles réunies dans un ensemble peut-être moins homogène. Chez les espèces du premier groupe, le squelette interne du complexe buccal comporte une fusion entre les *tormae* et le *cibarium* (fig.1) . Chez tous les autres *Empididae*, cette fusion n'existe pas à ce niveau mais à la base du labre. La perte de la symétrie bilatérale de l'hypopygium chez ces mêmes espèces, a permis à ces deux auteurs de proposer une généalogie des Diptères *Empididae* :



Arbre généalogique des *Empididae* (d'après BAHRMANN,1961)

- Genitalia et comportement.: Des arguments empruntés à la Biologie générale des espèces pourraient fort bien servir à compléter certaines affirmations ou certains résultats basés uniquement sur la morphologie. Les exemples ne manquent pas chez d'autres Diptères ; KESSEL (1968) a établi la liaison entre l'anatomie des *genitalia* des *Platypezidae* et leur comportement sexuel. Des tentatives semblables n'ont jamais été effectuées jusqu'ici chez les *Empididae* dont les pariades ont pourtant donné lieu à de nombreuses descriptions.

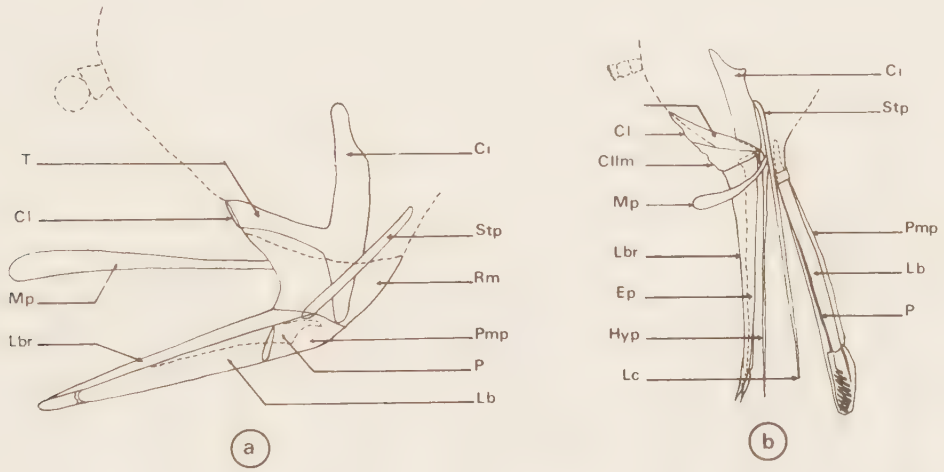


Fig. 1 - Représentation schématique du complexe péribuccal de chacun des deux types principaux existant chez les *Empididae*. (d'après KRYSTOPH,1961).

a - chez un *Hybotinae*, b - chez un *Empidinae*.

Ci : cibarium ; Cl : clypeus ; Cllm : membrane clypeo-labiale ; Ep : épipharynx ; Hyp.: hypopharynx ; Lb : labium ; Lbr.: labre ; Lc : lacinia ; Mp : palpe maxillaire; Pmp.: plaque prémentale ; Rm : membrane rostrale ; Stp.: stipes de la maxille ; T : Torma.

- Les stades préimaginaux : Aux stades préimaginaux (larvaire et nymphal) les variations morphologiques sont généralement moins apparentes entre espèces fréquentant les mêmes milieux ; ces stades peuvent par suite être considérés comme plus favorables aux interprétations phylogénétiques. C'est pourquoi des recherches particulières ont été effectuées dans ce sens (HOLMGREN,1904 ; HENNIG,1948 ; SCHREMMER, 1951 ; VAILLANT, 1951); elles ont rendu possible la mise en évidence des traits essentiels de l'évolution de la capsule céphalique en elle-même et de ses rapports de position relativement au thorax chez les Diptères en général. (fig.2).

Chez les formes les plus primitives (fig.2 a), la région céphalique demeure distincte des segments thoraciques et se présente comme une capsule sclérifiée où l'on reconnaît les diverses parties habituelles : frons,

clypeus, labre, labium etc... Ces larves sont dites "eucéphales". Par contre, chez les larves " acéphales" des Diptères supérieurs, les différentes parties du complexe céphalique ne sont plus reconnaissables sans avoir recours à l'ontogenèse (SCHOELER,1964). Ces larves sont caractérisées par l'absence de capsule céphalique, accompagnée d'une migration à l'intérieur du thorax des apodèmes supportant le complexe buccal (fig. 2 c). Des stades intermédiaires sont nombreux ; parmi eux, HENNIG a distingué un schéma se rapportant aux *Empidiformia* (fig. 2 b), comprenant une réduction incomplète de la capsule céphalique et s'accompagnant d'une invagination importante du complexe dans les segments thoraciques. D'autres auteurs ont montré avec WHITTEN (1955), BRAUNS (1952) les grandes lignes de l'évolution du système trachéen et des structures externes liées à la respiration, établissant la liaison avec l'écologie des espèces étudiées.

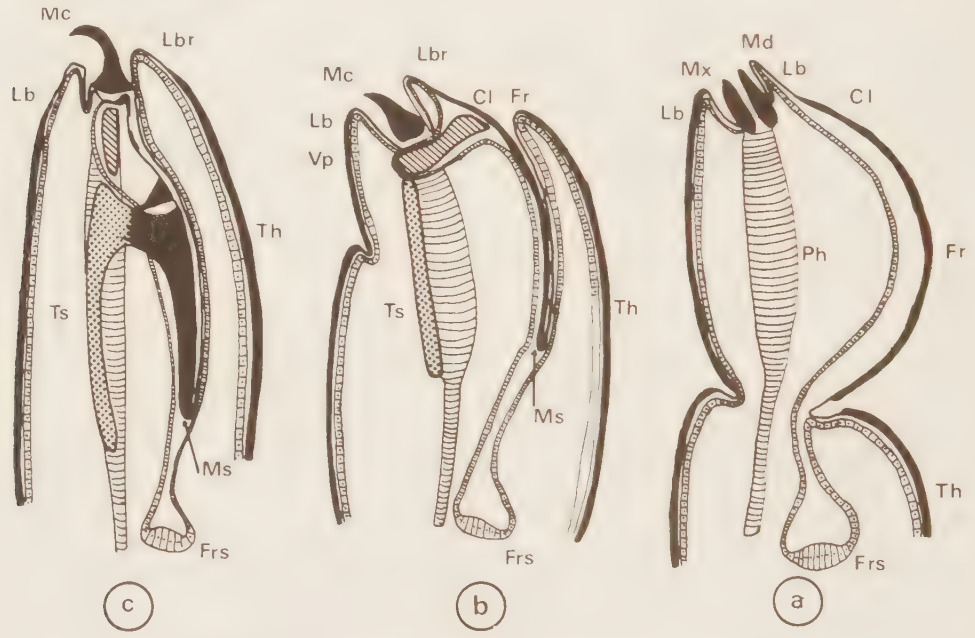


Fig. 2 - Schématisation de la réduction du complexe céphalique des larves de Diptères (d'après HENNING, 1948).
a - larve eucéphale de Nématocère,
b - larve de Brachycère du type *Empidiformia*,
c - larve de Cyclorrhaphe.
Cl : clypeus ; Frs : frons ; Frs : sac frontal ; Lb : labium ; Lbr : labre ; Mc : crochet buccal (Mundhoken) ; Md : mandibule ; Mx : maxille ; Ms : baguette métacéphalique (Métacéphal stab) ; Ph : pharynx ; Th : paroi thoracique ; Vp : phragmes paraclypeaux (vertikalplatte).

Malgré le grand nombre de travaux parus sur les Diptères, une trentaine d'espèces d'*Empididae* sont à peine connues par leurs formes larvaires, sur plus de trois mille décrites par leurs imagos (VAILLANT,1967). D'autre part, les espèces les mieux connues par leur morphologie et leur écologie sont presque toutes des *Hemerodromiinae* et nous ne possédons que

des renseignements très fragmentaires voire inexistants sur les larves des autres sous-familles, et, en particulier sur les *Empidinae*.

De toutes ces remarques, se dégage l'idée de la complexité de la systématique traditionnelle des Diptères. Il est important de ne plus considérer une espèce uniquement au travers du sclérite monté en préparation sous la loupe binoculaire, mais d'aborder l'étude du complexe qu'elle constitue avec son environnement. Les interactions dynamiques ainsi mises en évidence évoluent au cours des temps géologiques, dans un même écosystème où la compétition avec d'autres espèces intervient sous une forme différente à chacun des stades des cycles biologiques. Les structures qui constituent le support anatomique de ces hypothèses doivent être considérées sous l'angle de la liaison avec les fonctions qu'elles assument, nutrition, reproduction, respiration etc... et qui donnent prise à la sélection naturelle.

A ce point de vue très particulier, il nous est apparu nécessaire de reprendre pour la seule famille des *Empidinae*, une étude plus complète dans l'optique moderne de l'évolution de la " niche écologique " selon la définition de LEVINS (1968) : *A satisfactory theory of the niche must first of all, give a specific meaning to the vague idea of niche breadth inverse measure of specialisation, and to niche over lap or distance between niches as a measure of competition* ". Tous les aspects de la morphologie, de l'écologie et de l'éthologie à chacun des moments de l'ontogenèse d'un animal, s'y trouvent réunis.

Compte tenu de toutes les remarques exposées ci-dessus, nous nous proposons de toujours avoir présente à l'esprit la nécessité de considérer la morphologie et l'anatomie simultanément et parallélement aux particularités écologiques.

Notre travail s'organisera donc autour des deux centres d'intérêt que constituent l'anatomie et l'écoéthologie mais il fera une large place aux comparaisons et à la discussion centrée sur les aspects fondamentaux de l'interaction de l'être vivant et de son milieu de vie.

---

(1) Une théorie satisfaisante de la niche écologique doit avant tout donner une signification spécifique de l'idée confuse de la grandeur de la niche, comme une mesure inverse de spécialisation et de superposition ou distances entre niches comme critère d'appréciation de la compétition.

PLAN GENERAL

Première partie : CONTRIBUTION ANATOMIQUE ET MORPHOLOGIQUE.

Chapitre I : ORGANISATION ALAIRE.

L'aile des Diptères.
L'aile des *Empididae*.

Chapitre II : ORGANISATION COMPAREE DES *GENITALIA*.

Le genre *Hilara*.
Etude comparée du complexe génital externe chez les *Empidinae*.

Chapitre III : RECHERCHE DE CARACTERES MORPHOLOGIQUES ET ANATOMIQUES PROPRES AUX FORMES LARVAIRES ET NYMPHALES.

Caractérisation morphologique des larves.
Le complexe céphalique.
Anatomie.
Fonctionnement.
Le systéme trachéen.
Caractérisation morphologique des nymphes.

Deuxième partie : CONTRIBUTION ECO-ETHOLOGIQUE.

Chapitre IV : RECHERCHES ECOLOGIQUES SUR LES GITES LARVAIRES ET LES LARVES.

Caractérisation des stations.
Description des peuplements diptérologiques.
Importance des *Empididae* parmi la faune diptérologique.
Influence des variations saisonnières sur la répartition des larves.
Répartition spatiale et temporelle des larves de quelques espèces , à partir des émergences, à partir du Berlèse.

Chapitre V : ANALYSE ECO-ETHOLOGIQUE DES COMPORTEMENTS SEXUELS DES *EMPIDINAE*.

Caractéristiques éthologiques générales des *Empididae*.

Description et analyse éthologique des comportements de reproduction de quelques *Empidinae*.

A - Eco-éthologie des séquences de comportement dans le genre *Hilara*.

B - Description et analyse éthologique des comportements de reproduction de *Megacyttarus crassirostris*.

C - Valeur écologique et phylogénétique des différentes phases comportementales observées.

CONCLUSION GENERALE.

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE.

Première Partie

CONTRIBUTION ANATOMIQUE ET MORPHOLOGIQUE

CHAPITRE I
ORGANISATION ALAIRE

La morphologie des ailes a pris une grande place dans la classification des Insectes Ptérygotes ; cela pour de multiples raisons. Chez les imagos qui en sont pourvus, le développement de ces organes est tel qu'on les remarque d'emblée, et qu'ils sont souvent seuls à subsister sur les exemplaires fossiles.

La disposition des nervures alaires et l'innervation sont des indices sérieux de plus ou moins grande spécialisation, le plan considéré comme plus primitif étant une répartition des structures nerveuses périphériques depuis les nervures antérieures (costale) jusqu'aux nervures postérieures (anale) de l'aile. Les ailes sont souvent en rapport avec l'état physiologique de l'Insecte, et certains aspects du comportement naturel sont en relation avec le plan d'innervation (RICHARD, 1950).

Les Diptères se distinguent des autres Ptérygotes par la substitution des balanciers à la deuxième paire d'ailes ; cette homogénéité est encore renforcée par la constance du plan de l'organisation nerveuse de l'aile chez toutes les espèces classées dans cet ordre.

Les travaux de nos prédécesseurs et plus particulièrement de ZACWILICHOWSKI (1934) et NIEMCZYK (1963) ont mis en évidence de manière définitive la haute spécialisation de l'organe alaire des Diptères. ZACWILICHOWSKI a montré que les *Tipulidae* sont parmi les Diptères les plus primitifs, à cause de l'existence des nerfs médian et cubital ainsi que de l'organe chordotonal rattaché à ce dernier.

Chez toutes les autres familles, considérées comme plus spécialisées, la région antérieure de l'aile contient presque tout le systéme sensoriel. RODENDORF (1946) a nommé cette tendance évolutive : *" la costalisation" : " le fait que la spécialisation du systéme nerveux dans les ailes va de pair avec la spécialisation de l'aile est très frappant. Ceci se manifeste entre autre*

dans ce que l'on appelle la costalisation qui consiste en ce que les nervures (sous-costale et radiale) se déplacent vers le bord antérieur de l'aile " .

Les travaux les plus précis, ayant permis cette constatation, portent d'une part sur les Nématocères considérés comme plus primitifs,(*Tipulidae, Sciaridae, Culicidae*) ainsi que sur les Cyclorrhaphes (*Drosophilidae, Anthomiidae, Muscidae*). Beaucoup d'autres familles n'ont été l'objet d'aucune étude dans ce domaine.

L'innervation alaire des *Empididae* n'est connue, par exemple, que par le travail de SMART (in PRINGLE (1957) à propos de *Pachymeria tessellata* Fab.. Cette contribution unique déjà ancienne mérite d'être complétée et approfondie afin de nous permettre de retrouver les structures sensorielles des *Empididae* et de les comparer à celles déjà connues chez les autres Diptères.

D'autre part, on peut se demander si la variabilité des exigences écologiques et éthologiques, remarquable chez les représentants des *Empididae* (TUOMIKOSKI, 1939 ; TREHEN,1969) ne se répercute pas sur les caractéristiques anatomiques nerveuses de leurs organes alaires.

L'AILE DES DIPTERES : ETAT DE LA QUESTION.

I - SCLERITES ALAIRES.

Une série de pièces sclérifiées assure l'articulation de l'aile sur le mésonotum ainsi que sur les pleurites. Elles se présentent sous deux formes : les sclérites et les plaques sclérifiées. Les sclérites assurent l'articulation entre la base des nervures et les procès thoraciques, *tergum* et pleurites, alors que les plaques ont un rôle de couverture. Chez les Diptères, en particulier, trois sclérites principaux sont signalés à la base de l'aile (SNODGRASS,1935) : Ax_1 , Ax_2, Ax_3 . Schématiquement Ax_1 s'articule d'une part avec le bord du tergum au niveau d'un procès antérieur à trois condyles, d'autre part, à son extrémité antérieure avec la base de la nervure sous-costale, et dans sa partie médio-distale avec le sclérite Ax_2.

Le sclérite Ax_2 est un pivot central de l'articulation de la base de l'aile ; il présente des articulations avec la plupart des autres éléments, mais articule plus spécialement la base de la nervure radiale ainsi qu'à sa partie ventrale le procès pleural.

Ax_3 est dorsal et articule la région postérieure de la base de l'aile avec le procès notal postérieur. Les plaques sclérifiées sont, pour la plupart d'entr'elles, beaucoup plus fluctuantes dans leur position et leur fonction. La nervure costale est prolongée vers sa partie proximale par une plaque humérale avant de faire place à un lobe, commun à tous les Insectes, *la tegula* . Les plaques médianes recouvrent la zone articulaire entre les nervures médiane et cubitale et le sclérite Ax_2 .

II - INNERVATION ALAIRE : PLAN GENERAL D'ORGANISATION ET ETUDE COMPAREE.

A - RAPPEL TERMINOLOGIQUE.

La terminologie adoptée pour les nervures alaires est celle de COMSTOCK,1918. Les raisons de notre choix sont nombreuses :

-- Cette nomenclature s'accorde parfaitement avec celle qu'utilise SEGUY, (*in* Traité GRASSE,1948) (fig.3).

-- Elle a été adoptée par la plupart des auteurs modernes ayant effectué des recherches sur le système nerveux périphérique alaire aussi bien chez les Diptères (ZACHWILICHOWSKI, 1930-1934 ; NIEMCZYK,1963) que chez d'autres Insectes, Termites (RICHARD,1951) , Blattes (LEFEUVRE,1969).

-- La nomenclature de SCHINER, utilisée parfois par les systématiciens (COLLIN, 1961) introduit entre la costale et la sous-costale, la nervure médiastinale.

Il en résulte (tableau n°2), un décalage vers l'arrière de toutes les nervures, à partir de la sous-costale.

-- D'une manière générale, la nomenclature de COMSTOCK (1918) présente un intérêt beaucoup plus grand car elle possède des correspondances chez presque tous les Insectes Ptérygotes. Elle recouvre, en particulier le schéma hypothétique de l'aile de Diptères primitif de SEGUY (1948) (fig.3).

SCHINER	COMSTOCK	
Costa	Costale	(c)
Médiastinale	Sous-costale	(Sc)
Subcostale (1ère longitudinale)	Radiale	(r1)
Radiale (2ème ")	Radiale	(r2 + r3)
Cubitale (3ème "	Radiale	(r4 + r5)
Discale (4ème ")	Médiane	(m)
Posticale (5ème lo ")	Cubitale	(Cu)
Anale (6ème ")	Anale	(A1)
Axillaire	Anale	(A2)
Prefurca (rameau commun des radiale et cubitale)	Anale	(rs)

Tableau 2 : Nomenclatures établies par SCHINER et COMSTOCK, d'après COLLIN,1961).

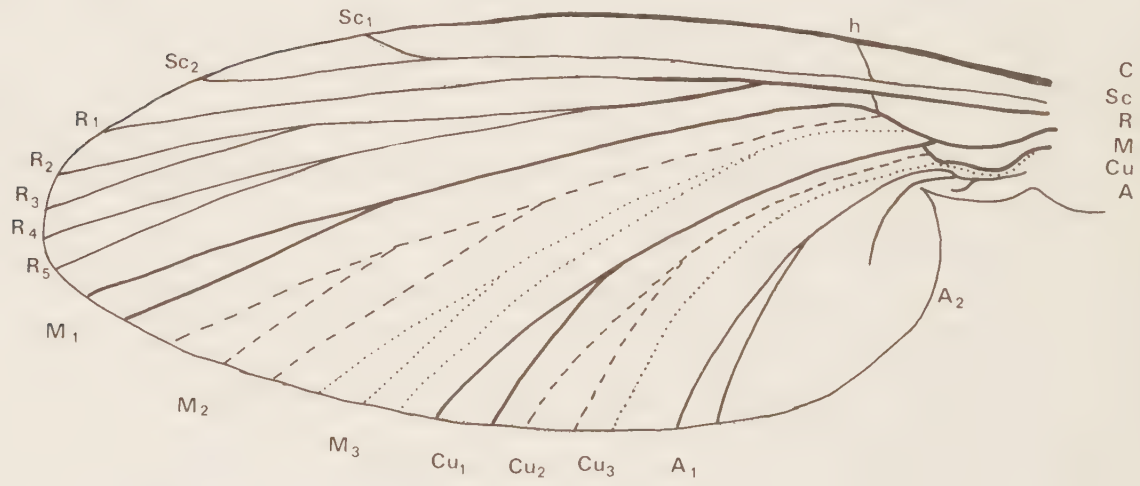


Fig. 3 - Schéma d'une aile hypothétique d'un Diptère primitif d'après SEGUY et VIGNON, *in* GRASSE, 1951.
A, A_1, A_2 : nervures anales ; C : nervure costale ; Cu, Cu_1, Cu_2, Cu_3 : nervures cubitales ; h : nervure transverse humérale ; M, M_1, M_2, M_3 : nervures médianes ; R, R_1, R_2, R_3, R_4 : nervures radiales ; Sc, Sc_1, Sc_2 : nervures sous-costales.

B - REPARTITION GENERALE DES NERFS.

" Le nerf alaire (n. alaris) se ramifie déjà dans le thorax en deux branches, l'antérieure et la postérieure, pour lesquelles ZACWILICHOWSKI (1934) *a employé chez les Diptères la dénomination* N_1 et N_2 (repris par NIEMCZYCK,1963) ".

A partir de la base de l'aile, le nerf N_1 envoie une première ramification vers la tegula : n. *antealaris = (n. tegularis)* ; il pénètre ensuite dans la nervure sous-costale. A ce niveau, une deuxième ramification s'isole et se dirige vers la nervure costale (*n.costalis*) dont elle ne parcourt que la région proximale généralement épaissie ou "l'épaulette" (SEGUY,1948). N_1 suit alors la nervure sous-costale jusqu'à la nervure transverse humérale où il se bifurque à nouveau. La branche antérieure rejoint la nervure costale par la nervure humérale, alors que la branche postérieure, quand elle existe, se prolonge dans la nervure sous-costale. Ces deux rameaux sont nommés respectivement *n. sous-costal 1* et *n. sous-costal 2*. Le rameau sous-costal 1 existe probablement chez toutes les espèces; il emprunte distalement la chambre de la nervure costale sur une plus ou moins grande distance suivant les cas ; à son point d'aboutissement dans la nervure costale, il libère un nerf récurrent qui se prolonge jusqu'à l'extrémité distale de l'épaississement de l'épaulette.

N_2 pénètre dans la préfurca où il prend le nom de nerf radial commun. Il se ramifie le plus souvent en deux branches à partir du milieu de l'aile ; la ramification antérieure (nerf radial antérieur) suit la nervure r1 jusqu'à sa jonction avec la costale, puis pénètre dans la nervure costale . Notons ,là aussi, l'existence d'un nerf radial récurrent dirigé vers le point d'aboutissement du nerf sous-costal 1. La ramification postérieure (nerf radial postérieur) suit la nervure r2 + r3, puis la nervure r4 + r5 dont elle n'atteint généralement pas l'extrémité distale.

La brève description qui précède se rapporte au schéma le plus répandu chez les Diptères sans que nous ayons tenu compte des cas particuliers aux espèces considér s comme plus primitives ou au contraire comme plus spécialisées.

Les nerfs reçoivent les axones des organes sensoriels disséminés à la surface de l'aile . On reconnaît l'existence de différents types de sensilles présentes chez la plupart des espèces.

C - ETUDE COMPAREE DES CAS CONNUS.

Chez la plupart des Diptères, seuls existent les nerfs et les diverses ramifications déjà décrites des nerfs sous-costal, radial, cependant les *Tipulidae* et en particulier *Tipula paludosa* Meig. sont une exception sous ce rapport. Cette famille, apparemment la plus primitive, possède un nombre plus important de nerfs principaux. ZACWILICHOWSKI (1934) signale,en plus de ce qui est connu chez les autres espèces, un nerf médial (*n. medialis*), un nerf cubital (*n. cubitalis*), un nerf anal. (tabl. 3).

Le nerf sous-costal 1 se prolonge généralement,chez les Nématocères, dans la nervure costale jusqu'à l'extrémité de l'aile (ex. *Sciara thomae* L., *Aedes aegypti* L.) alors que , chez les espèces plus évoluées (Cyclorrhaphes), il est relayé par le nerf radial antérieur au niveau où il pénètre dans la nervure costale, c'est-à-dire au point d'aboutissement de r1 sur la nervure costale.

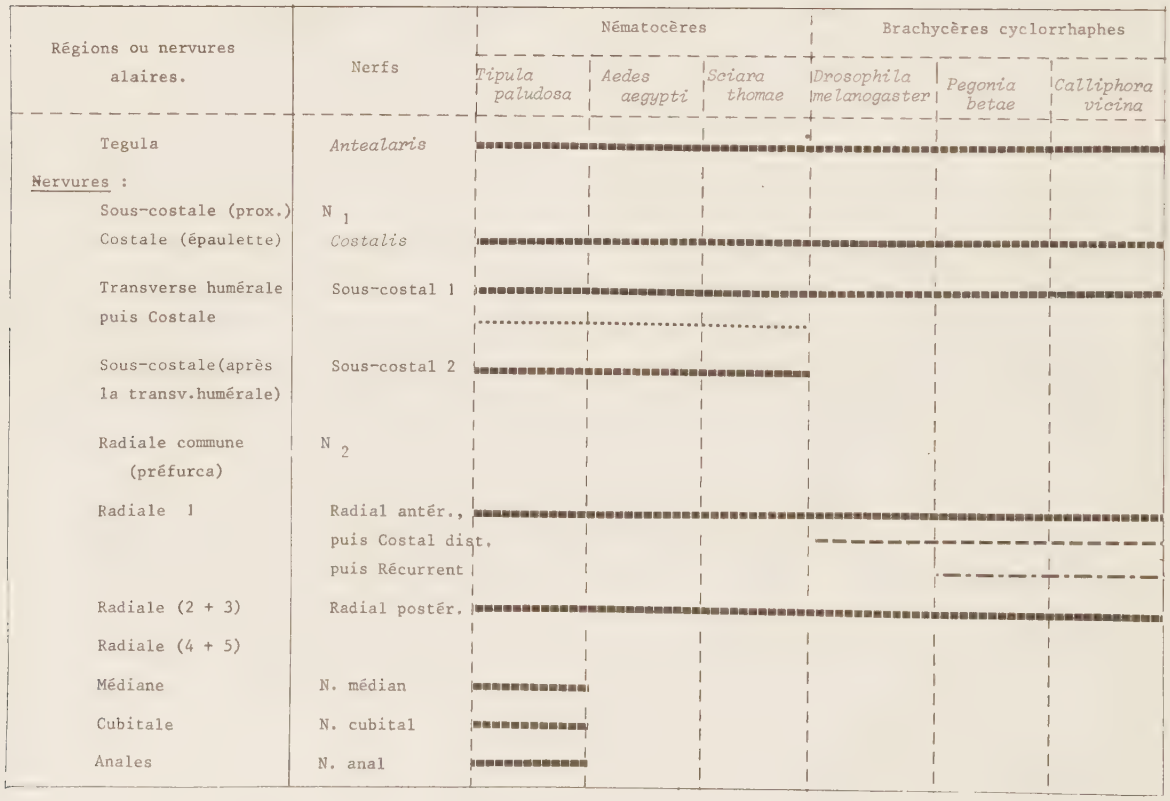


Tableau 3 : Récapitulation des nerfs alaires dans l'Ordre des Diptères.

(Les traits fins en pointillés ou en tirets indiquent les familles où le nerf principal se prolonge distalement dans une autre nervure ; ex. : le nerf sous-costal dans la nervure costale).

Le nerf sous-costal 2 n'existe, dans tous les cas examinés à ce jour, que chez les Diptères Nématocères ; alors que,chez tous les Diptères Cyclorrhaphes, la nervure sous-costale ne contient plus qu'un seul axone après le départ de la nervure transverse humérale. D'après NIEMCZYK, le nerf radial commun est plus long chez les Diptères inférieurs que chacune de ses deux ramifications distales : nerf radial antérieur, nerf radial postérieur ; chez les Diptères supérieurs, il est au contraire plus court. Ce phénomène vérifie ce qui a été cité précédemment à propos de la "costalisation" . La branche récurrente du nerf radial antérieur n'existe chez aucun Diptère Nématocère , pas plus que chez *Drosophila melanogaster* Meig.; elle apparaît chez les *Anthomiidae* : *Hylemia antiqua* Meig., *Pegomyia betae* Curtis, et existe chez les Diptères les plus évolués *Fannia canicularis* Deg., *Calliphora vicina* Rob-Desv., *Musca domestica* L., *Lucilia sericata* Meig. etc...

III - TERMINAISONS SENSORIELLES DE L'AILE DES DIPTERES.

La classification des organes sensoriels d'après SNODGRASS (1935) établit la distinction entre ceux d'entre eux qui rendent compte des modifications du milieu extérieur, les sensilles externes, et ceux qui enregistrent les mouvements relatifs des organes, les sensilles internes. Cette base de classement, la plus directement accessible,est encore admise.

A - LES SENSILLES EXTERNES.

Elles sont apparentes à la surface du tégument, soit sous forme d'un processus externe faisant saillie (soie, cône), soit d'une plage de faible diamètre, déprimée et dépourvue de ce processus. La forme du processus externe est utilisée dans la distinction entre les premières sensilles et celles du deuxième type, les "*sensilla campaniformia*" sont seules présentes chez les Diptères.

- Sensilles sans processus externe : *sensilla campaniformia.*

Leur désignation est due à BERLESE (1909). Ces sensilles sont formées d'une cupule que traverse en son centre un canal recouvert d'un dôme très faiblement sclérifié, sous lequel sont localisées les terminaisons sensorielles issues d'un seul neurone bipolaire intra-hypodermique. D'après CHEVALIER (1969) chez *Drosophila melanogaster*, le dôme cuticulaire contiendrait de la "resilin", substance protéique de la consistance du caoutchouc (" the ruben like protein") . Malgré une très grande variabilité

de forme, aucune distinction morphologique ou anatomique n'est encore faite entre les diverses sensilles campaniformes présentes sur la surface de l'aile des Diptères.

NIEMCZYK (1963) a tenté de retrouver chez de nombreuses espèces de Diptères, les différents groupes que forment ces cupules aussi bien sur la *tegula*, que sur les nervures sous-costale et radiale . Ces groupes sont bien individualisés dans la région proximale de chacune des deux nervures et n'ont jamais été signalés sur les autres nervures de l'aile. La nervure sous- costale en possède généralement trois : Sc_1 , Sc_2, Sc_3 , disposés face ventrale. Les neurones du groupe Sc_1 rejoignent le nerf sous-costal immédiatement après la séparation du nerf costal, leurs sensilles sont localisées sur la plaque hypocostale. Les sensilles du groupe Sc_2 sont plus distales sur la nervure sous-costale et en dehors de la plaque hypocostale; enfin le groupe Sc_3 est localisé au voisinage de la nervure transverse humérale. La position exacte du groupe Sc_3 constitue aux yeux de NIEMCZYK un indice sur la place systématique de l'espèce ; il est proximal et bien groupé chez les Diptères Cyclorrhaphes, plus distal et diffus chez les Nématocères (fig.4).

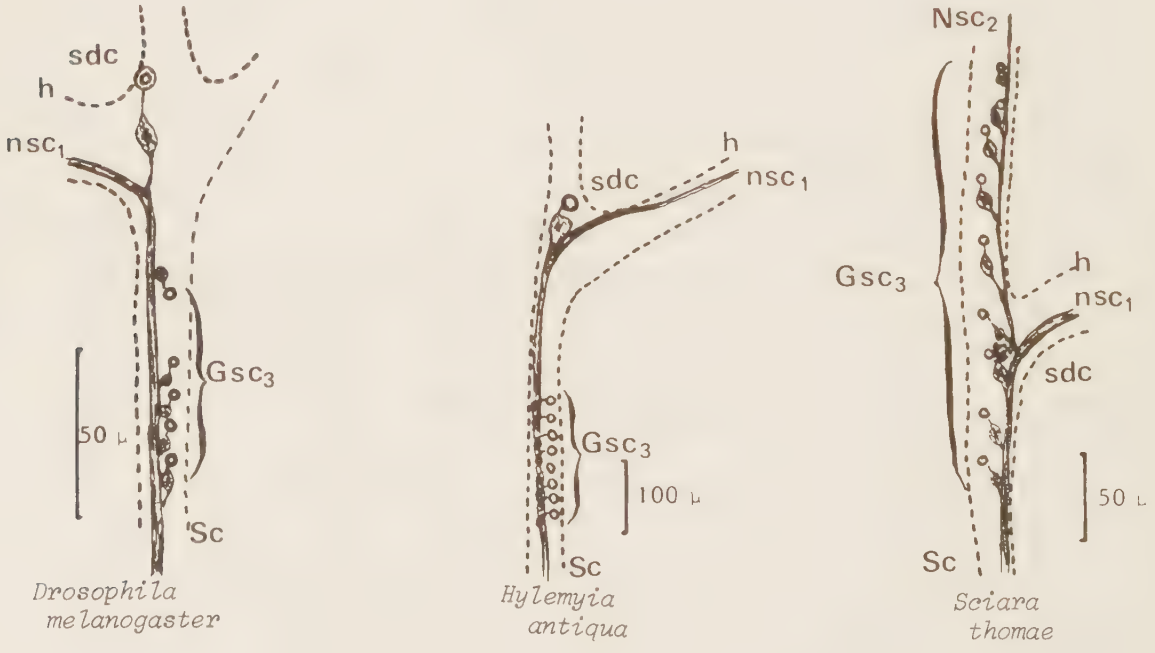


Fig. 4 - Innervation de la région du groupe sous-costal 3, des nervures sous-costale et transverse humérale (d'après NIEMCZYK,1963).
Gsc_3 : groupe sous-costal 3 ; h : nervure transverse humérale ; nsc_1, nsc_2 : nerfs sous-costaux 1 et 2 ; Sc : nervure sous-costale ; sdc : grande sensille campaniforme de la face dorsale de la nervure sous-costale.

La nervure radiale possède toujours une couverture sensorielle plus dense, et les groupes de sensilles campaniformes disposées face dorsale sont variables en nombre. D'après NIEMCZYK (1963), les familles les plus primitives en possèdent 2 à 3 groupes (ex.: *Sciara thomae* L. , *Aedes aegypti* L.), alors que les Cyclorrhaphes peuvent atteindre 5 groupes (*Musca domestica* L.). (tabl. 4). Les deux premiers groupes, communs à toutes les espèces, sont situés au niveau de l'élargissement basal de la nervure radiale (préfurca). Le groupe r_1 comprend 4 à 6 sensilles alignées longitudinalement à la naissance de la nervure . Le groupe r_2 comprend de 20 à 60 cupules réparties sur une aire triangulaire à la base de la nervure. Le ou les groupes suivants sont plus distaux mais ne dépassent jamais le niveau du groupe Sc_3 de la nervure sous-costale. Leur disposition paraît utile sur le plan de l'interprétation phylogénétique.

Sensilla campaniformia (distribution des groupes)

Espèces	Nervure sous-costale		Nervure radiale		Tegula
	dorsal	ventral	dorsal	ventral	
Tipulidae	1 sens.	3 gr.	3 gr.		1 gr.
Autres Nématocères	1 sens.	3 gr.	2-3 gr.		1 gr.
Drosophila	1 sens.	3 gr.	4 gr.		1 gr.
Pegomia betae	1 sens.	3 gr.	4 gr.		1 gr.
Calliphora erythrocephala	1 sens.	3 gr.	5 gr.		1 gr.

Tableau 4 : Répartition des groupes de sensilles campaniformes chez les Diptères.

Parmi les très nombreux organes sensoriels à processus externe présents sur l'aile des Diptères, certains ont des soies assez longues, de faible diamètre, innervées par un seul neurone bipolaire (*sensilla trichoïdea*), ce sont les plus abondants . Ces sensilles sont fréquemment accompagnées d'autres organes aux caractéristiques morphologiques plus ou moins proches parmi lesquelles les *sensilla chaetica* . Outre les critères physiologiques, actuellement impossibles à adopter sur la plupart des Diptères, deux principes différents permettent de définir les sensilles *trichoïdea* et *chaetica*. Le premier,dû à SNODGRASS,tient compte du rapport entre le diamètre et la longueur de ce processus externe. Il a été adopté par les auteurs dont les préoccupations concernent les Insectes inférieurs (ex. *Blattaria*, LEFEUVRE,1969) . Les adeptes de l'école de ZACWILICHOWSKI ont opté

pour le second et tiennent compte en premier lieu du mode d'innervation de l'organe : *sensilla trichoïdea* innervée par une seule cellule bipolaire, *sensilla chaetica* innervée par un groupe de quatre neurones. La morphologie du processus externe est utile dans un deuxième temps pour préciser et définir les cas intermédiaires.

NIEMCZYK (1963) distingue, de plus, les cônes (*sensilla conica*) d'après le rapport très fort : largeur sur longueur.

Il ne nous appartient pas de faire un choix entre ces deux solutions qui ne coïncident pas toujours ; cependant, si les critères morphologiques peuvent difficilement justifier le même vocable pour des organes de même apparence mais innervés par un seul ou un groupe de neurones, les critères de l'innervation entraînant l'utilisation de périphrases parfois imprécises dans la qualification de sensilles aux caractères intermédiaires " ... *les sensilla trichoïdea à caractères de sensilla chaetica, les sensilla chaetica*"...(1).

Ce sont uniquement des raisons de commodité qui nous ont guidé dans l'adoption de la terminologie de l'école de ZACWILICHOWSKI . Elle nous permet d'établir des comparaisons avec les importants travaux de NIEMCZYK consacrés à l'ensemble des Diptères. Selon la définition retenue, cet auteur note chez les Diptères, la présence de *sensilla trichoïdea*, de *sensilla chaetica*, et *sensilla trichoïdea* à caractères de *chaetica* et enfin de cônes (innervés seulement chez *Calliphora vicina*).

Il semble intéressant d'insister sur la présence plus ou moins occasionnelle de ces différents types de "soies". La prédominance de l'un ou l'autre paraît être en relation avec la place "hiérarchique" de l'espèce dans la systématique de l'ordre. Chez les espèces inférieures, les *sensilla trichoïdea* prédominent ; elles ont parfois quelques caractères de soies, en particulier une embase plus large que le diamètre du processus externe. Ces sensilles sont localisées sur la nervure costale pour le plus grand nombre d'entre elles, mais aussi parfois sur le trajet du nerf radial antérieur et du nerf radial postérieur (*Sciara thomae*). Elles existent sur la *tegula* chez toutes les espèces (tabl. 5).

---

(1) La nomenclature adoptée n'est pas satisfaisante, cependant il n'est pas souhaitable de modifier les définitions retenues par nos prédécesseurs en créant encore des termes nouveaux. Il devient nécessaire d'entreprendre avec les moyens les plus modernes des travaux réalisés,si possible en commun,par les spécialistes de tous les groupes d'Insectes.

Les *sensilla chaetica* ne sont signalées que chez *Sciara thomae* pour les Nématocères ; elles sont inexistantes chez la Drosophile, mais réapparaissent chez les *Anthomiidae Hylemia antiqua* Meig., *Pegomia betae* Curtis et chez tous les Diptères supérieurs.

Ajoutons que les sensilles à processus externe sont beaucoup plus nombreuses ,pour une même longueur d'aile ,chez les Diptères Cyclorrhaphes considérés comme supérieurs.

Sensilla trichoïdea	Nématocères		Brachycères cyclorrhaphes		
	Tipula paludosa	*Sciara thomae*	*Drosophila melanogaster*	*Pegomia batae*	*Calliphora erythrocephala*
Costale	+	+	+	+	+
Radiale antér.	+	+	-	-	-
Radiale post.	+	+	-	-	-
Sensilla chaetica	-	+ ?	-	+	+
Sensilla conica	-	-	-	-	+

Tableau 5 : Répartition des sensilles à processus externe.

B - LES SENSILLES INTERNES .

Les organes chordotonaux sont particuliers aux Arthropodes, et dépourvus de composants spécialisés exocuticulaires (EGGERS, 1923, 1924, 1928). Ils sont constitués par la juxtaposition de *scolopidia* formant un *scoloparium*, tendu entre deux points du corps d'un Insecte, animés par des mouvements relatifs distincts

Ce type d'organe a été signalé dans la tegula et à la base de la nervure radiale de toutes les espèces étudiées ; le premier est issu du nerf alaire antérieur N_1 , le second est issu de N_2 .

Les *Culicidae* et les *Tipulidae* sont les seuls Diptères à posséder des organes vestigiaux sur des nervures postérieures . *Aedes aegypti* possède un organe chordotonal plus distal sur le nerf radial, et *Tipula paludosa* en possède un sur le nerf cubital. Les organes ne sont pas homologues dans l'une et l'autre des familles, mais ils sont tout de même interprétés comme une preuve de l'archaïsme de ces Insectes.

L'AILE DES *EMPIDIDAE*.

I - DESCRIPTION ET ORGANISATION GENERALE DE L'AILE DE *XANTHEMPIS STERCOREA* L.

L'aile de *Xanthempis stercorea* est beaucoup plus longue que large, elle mesure environ 7 mm dans sa plus grande dimension et 2 à 3 mm de largeur maximale. La membrane alaire double est sous-tendue par des nervures bien individualisées, et pour le plus grand nombre, nettement visibles (fig.5)

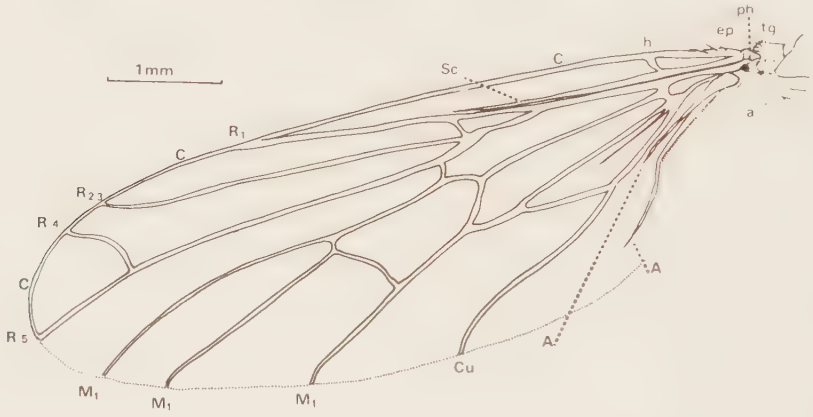


Fig. 5 - Nervation alaire de l'aile de *Xanthempis stercorea*.

A : nervure anale ; a : alule ; C : nervure costale ; Cu : nervure cubitale ; ep : épaulette ; h : nervure humérale ; M,M_1,M_2,M_3 : nervures médianes ; ph : plaque humérale ; R, R_1, R_2,R_4,R_5 : nervures radiales ; Sc : nervure sous-costale ; tg : tegula.

La nervure costale court le long du bord cranial de l'aile, jusqu'à son extrémité, pour se terminer à sa confluence avec la nervure $R_4 + R_5$. La base épaissie de cette nervure (épaulette) possède une ornementation sensorielle plus dense.

La sous-costale, première nervure longitudinale, disparaît avant d'atteindre le bord de l'aile ; elle est reliée à la nervure costale par la nervure transverse humérale au tiers de son parcours.

La radiale est beaucoup plus apparente que la sous-costale ; à sa base elle se superpose dorsalement à cette dernière, alors que la sous-costale fait saillie ventralement. Cette disposition se répercute sur l'orientation dorsale ou ventrale des sensilles appartenant à l'une ou l'autre. La nervure radiale donne trois rameaux dont chacun atteint le bord de l'aile, ils sont d'avant en arrière : R_1 , $R_2 + 3$, $R_4 + 5$. La nervure $R_4 + 5$ est bifurquée chez tous les *Empidinae* appartenant au genre *Empis*.

Les éléments postérieurs aux nervures énumérées ci-dessus ne contiennent aucun trajet nerveux et leurs homologies avec les nervures, médiane, cubitale et anale des autres Ordres d'Insectes posent des problèmes d'un intérêt certain mais qui ne seront résolus que par une étude de la trachéation, exclue de l'objet de notre recherche.

II - ARTICULATION DE L'AILE DE *KRIPTEMPIS LIVIDA*.

Des deux procès du mésonotum, le plus antérieur présente trois condyles articulaires, alors que le postérieur beaucoup plus réduit, supporte les fibres musculaires motrices de l'aile au niveau de l'alula. L'articulation avec les pleurites est assurée, chez les *Empidinae* (fig. 6a) , par un seul procès fait de la réunion de l'épiméron et de l'épisternum, demeurant distincts par la présence de la suture pleurale. Les principales nervures (costale et radiale) s'articulent à leur origine sur les trois condyles du procès notal antérieur par l'intermédiaire des plaques sclérifiées et des sclérites. La nervure costale est prolongée au bord antérieur de l'articulation alaire par une plaque costale sclérifiée soutenue par des épaississements chitineux . Sa fusion ventrale avec un prolongement de la nervure sous-costale se termine par un condyle au contact du procès pleural ; le prolongement de la nervure sous-costale peut être assimilé à une plaque basicostale ou plaque humérale.

Au bord postérieur de l'articulation, une nervure très peu sclérifiée pénètre dans l'alula et s'articule avec une plaque sclérifiée à deux condyles antérieurs, un dorsal et un ventral. Cette plaque est l'homologue du sclérite Ax_3 dont la partie postérieure passe insensiblement à l'alula Elle est au contact et s'articule avec deux sclérites qui assurent le relai entre les nervures du bord antérieur de l'aile et le procès notal antérieur (fig. 6b).

1) Le sclérite Ax_1

C'est le plus développé; il assure à lui seul l'articulation des nervures alaires antérieures les plus développées, avec le procès antérieur du mésonotum. Il comporte une partie principale articulée largement sur les deux condyles postérieurs du procès notal et un prolongement antérieur articulé sur le condyle antérieur de ce même procès. L'extrémité du prolongement antérieur est articulée en deux points, sur l'extrémité de la basicosta et avec la nervure radiale, au moyen d'une plaque sclérifiée en forme de triangle isocèle, la pointe dirigée vers la base de la nervure. La partie princi-

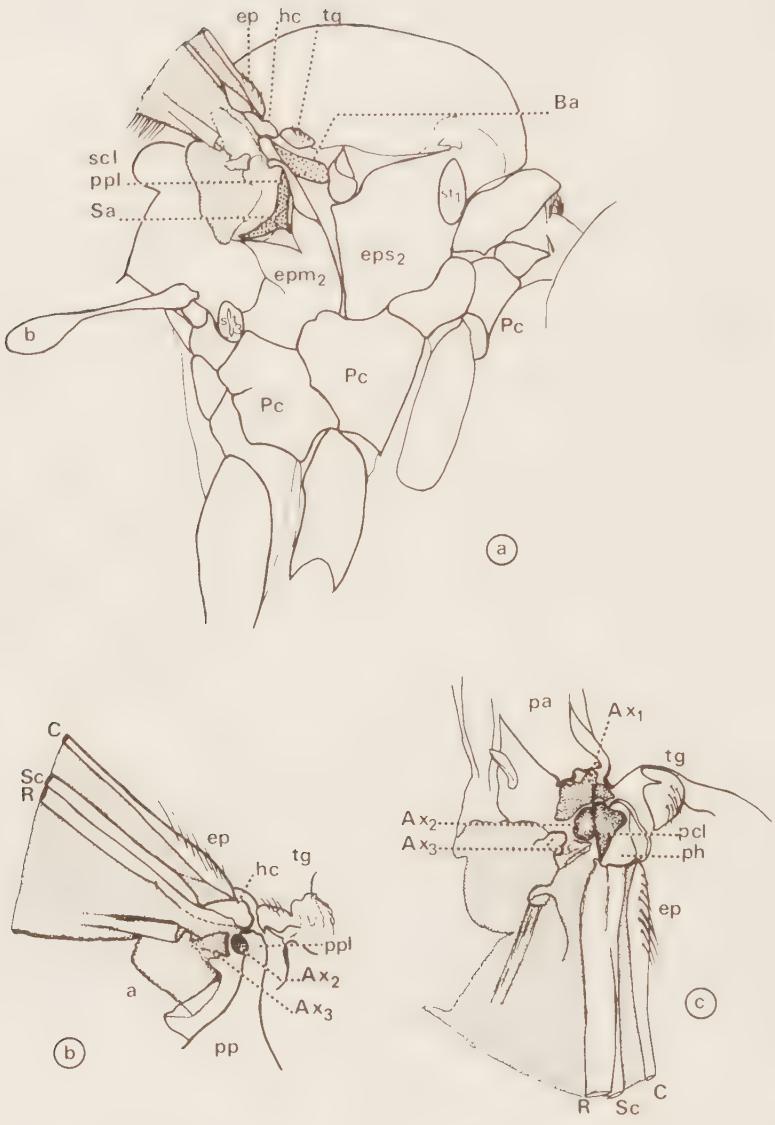


Fig. 6 - Articulation alaire chez *Kriptempis livida*.

a - Région pleurale (aile relevée)
b - Sclérites alaires et procès pleural, face ventrale.
c - Sclérites alaires et procès notal antérieur, face dorsale.

Ax_1, Ax_2, Ax_3 : sclérites alaires ; b : balanciers ; Ba : épipleurite basal ; C : nervure costale ; ep : épaulette ; epm2 : région épimérale ; eps2 : région épisternale ; hc : plaque hypocostale ; pa : procès notal antérieur ; Pc : région précoxale ; Pcl : plaque sclérifiée ; pp : procès pleural ; R : nervure radiale ; Sa : épipleurite subalaire ; Sc : nervure sous-costale ; Scl : scutellum ; St : stigmate .

pale de ce sclérite 1 est articulée sur un autre sclérite en position médiane orienté dorso-ventralement, c'est le sclérite Ax_2.

2) Le sclérite Ax_2 .

Le sclérite Ax_2 possède deux parties articulaires principales : la première est dorsale ; elle vient se loger entre le sclérite Ax_1 et le condyle dorsal de la plaque sclérifiée Ax_3 . La deuxième est ventrale et se loge entre le procès ventral de la plaque anale et l'extrémité du procès pleural (fig. 6c).

La comparaison des sclérites alaires d'un *Empidinae* et du schéma donné par NIEMCZYK pour les Insectes en général (1963) met en évidence une simplification de l'articulation alaire par fusion de certaines plaques ou sclérites. Cette modification se traduit, chez notre espèce, par le renforcement de l'articulation des nervures costale, sous-costale et radiale soudées à leur base et articulées dorsalement sur le prolongement de Ax_1 et ventralement sur le procès pleural. La robustesse de l'articulation alaire est due aussi à la place du sclérite Ax_2 , sorte de pivot dirigé dorsoventralement et sur lequel s'articulent tous les autres éléments de la base de l'aile. Enfin, le sclérite anal Ax_3 a perdu son autonomie ; par sa fusion avec l'alula, il devient une plaque sclérifiée en liaison avec toutes les nervures peu différenciées postérieures à $R_4 + 5$. Cette disposition générale annonce déjà une spécialisation marquée de l'aile des *Empididae*. La costalisation consiste surtout, d'après nos observations, en une radialisation, mise en évidence grâce au développement de l'articulation basale de la nervure correspondante. Elle se manifeste aussi au niveau des sclérites antérieurs, bien marqués chez une espèce où, nous le verrons, l'activité de vol est particulièrement importante pendant toute la vie imaginale.

III - REPARTITION DES NERFS DE L'AILE ET DES ORGANES QU'ILS DESSERVENT.

La séparation des deux nerfs alaires N_1 et N_2 est effective dans le thorax. Le rameau N_1 antérieurement est plus grêle que N_2 ; il envoie, dans la tegula, le nerf préalaire qui se subdivise dès sa base en trois séries d'axones, la première innerve les 12 pores sensoriels (*sensilla campaniformia)* La deuxième, beaucoup plus compacte, forme l'organe chordotonal tégulaire (préalaire) ; enfin la troisième comprend des axones séparés qui rejoignent les neurones bipolaires des soies sensorielles (fig. 7, a,b,c).

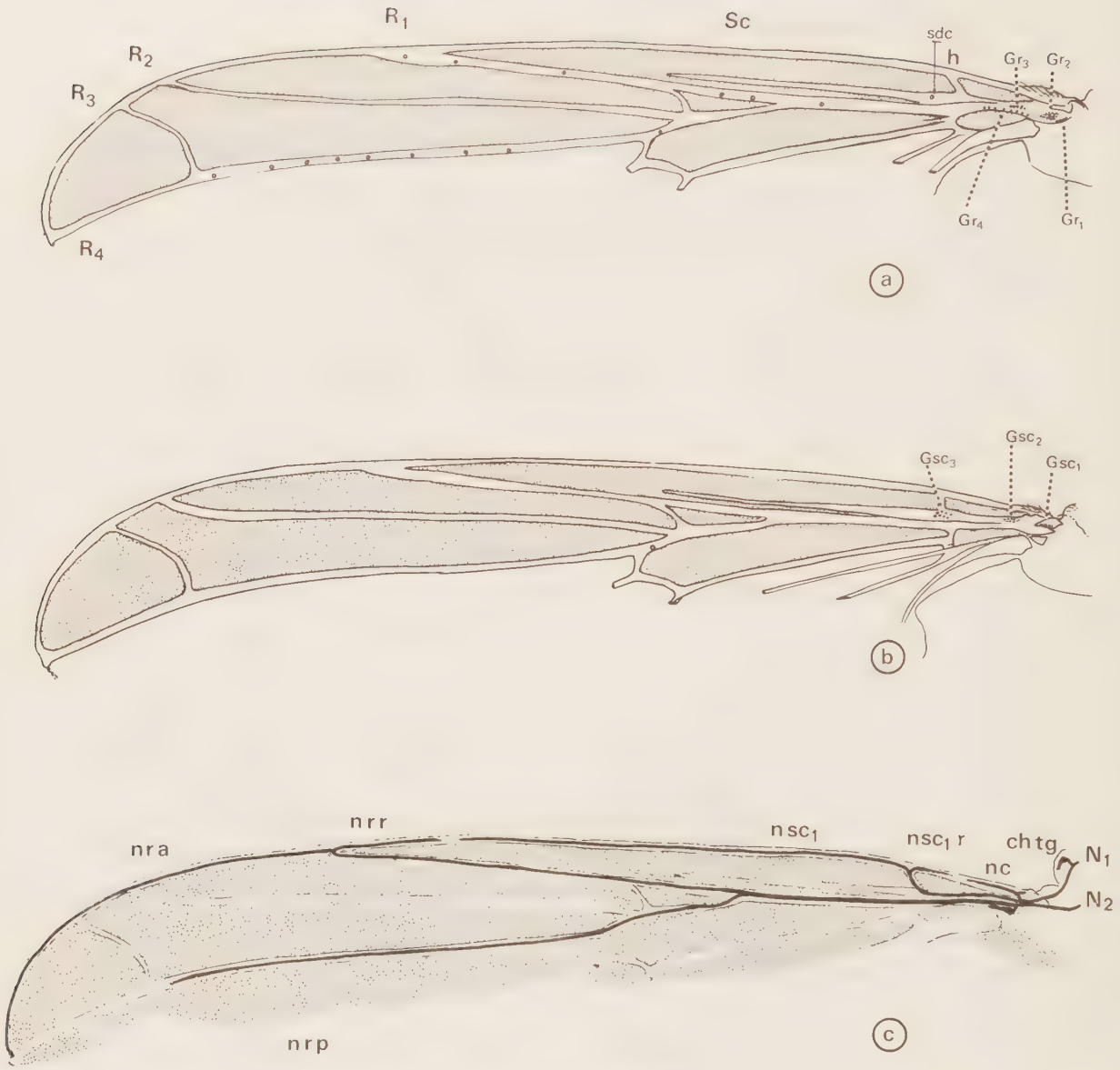


Fig. 7 - Aile de *Xanthempis stercorea*.

a - Répartition des sensilles campaniformes, face dorsale (chambre claire)
b - Répartition des sensilles, face ventrale (chambre claire)
c - Trajet des nerfs dans les nervures (dessin semi-schématique).
Nota : La même disposition s'observe chez toutes les espèces examinées : *Xanthempis lutea, Kriptempis livida, Pachymeria tessellata, Hilara fuscipes, Megacyttarus poissoni.*

ch tg : organe chordotonal tégulaire ; Gr1,Gr2,Gr3 : groupes radiaux 1,2,3 ; Gs1,Gs2,Gs3 : groupes sous-costaux 1,2,3 ; N_1,N_2 : nerfs alaires ; nc : nerf costal ; nra : nerf radial antérieur ; nrp : nerf radial postérieur ; nrr : nerf radial récurrent ; nsc : nerf sous-costal ; nsc1 r : nerf sous-costal récurrent ; sdc : grande sensille campaniforme de la face dorsale de la nervure sous-costale.

Le nerf costal (fig. 8a, 8b) se détache de N_1 au niveau de son entrée dans l'aile ; il forme avec N_1 un angle de 80° environ. Son diamètre est assez fort ; il reçoit les axones des neurones bipolaires de toutes les sensilles trichoïdes à caractères de *chaetica* localisées sur l'épaulette. Les soies sensorielles ainsi concernées sont beaucoup plus développées que celles situées plus distalement. Nous avons compté 9 soies ventrales dont les deux dernières sont plus épaisses et plus longues (400 µ), 8 soies dorsales dont une seule plus longue atteint 400 µ, toutes les autres soies de l'épaulette ont 200 µde longueur environ. Notons la présence de deux ou trois fibres réunies en un petit nerf qui se détache dès la base du nerf costal ; ces fibres innervent quelques sensilles ventrales (2 ou 3) sur l'épaulette.

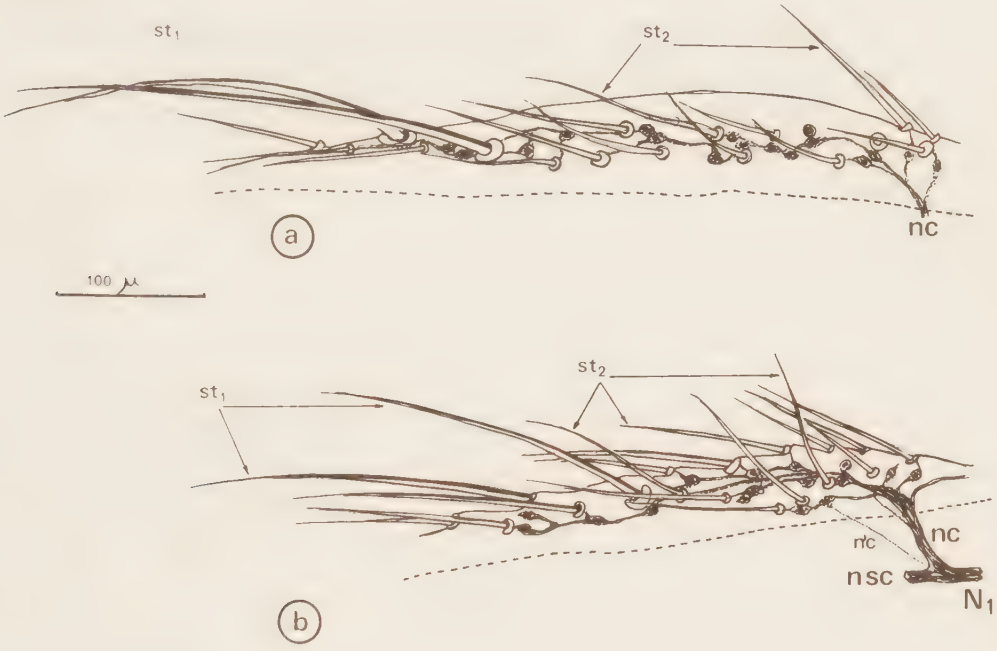


Fig. 8 - *Xanthempis stercorea* : nerf costal : innervation de l'épaulette et divers types de sensilles trichoïdes.- a : face dorsale.- b : face ventrale (beaucoup plus innervée) N_1 : nerf alaire 1 ; nc : nerf costal ; st1, st2 : sensilles trichoïdes type 1 et 2.

A partir de la base du nerf costal, N_1 pénètre dans l'aile en avant de Ax_2, sous la plaque basicostale, avant de se diriger dans la chambre de la nervure sous-costale. NIEMCZYK le nomme nerf sous-costal. Il reçoit tout au long de son parcours des axones provenant des sensilles campaniformes groupées à la face ventrale de la nervure sous-costale. Un premier groupe "Sc1" est très nettement visible après le départ du nerf costal ; les sensilles sont localisées à la bordure de la plaque hypocostale (= basicostale de SEGUY) repliée sous la nervure sous-costale . Le deuxième groupe "Sc2" s'étend sur 100 µ environ et comprend 12 sensilles campaniformes auxquelles s'adjoignent deux pores plus distaux situés ventralement sur la nervure sous-costale

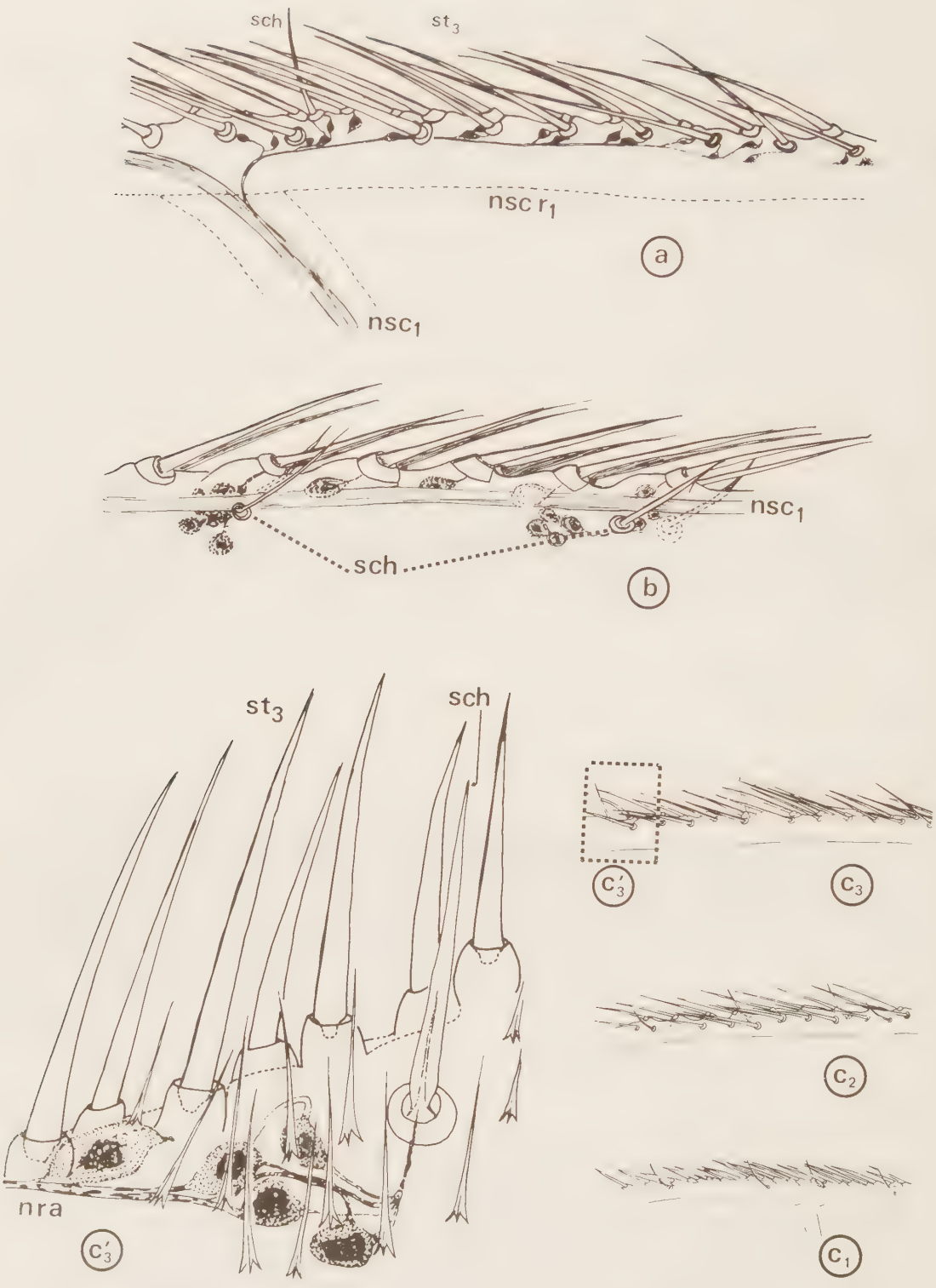


Fig. 9 a - *Megacyttarus poissoni* . Détail du nerf sous-costal 1 récurrent (*nervus recurrens nervi costalis*). Innervation d'une sensille *chaetica* par un seul neurone.
b - *Xanthempis stercorea* . Nerf sous-costal 1 . Innervation des sensilles *chaetica* par un groupe de 4 neurones.
c - *Xanthempis stercorea* . Répartition des sensilles trichoïdes et des sensilles *chaetica* . - c1 : au niveau de la transverse humérale ; c2 : entre la transverse humérale et R_1 ; c3 : au niveau de l'extrémité de la nervure costale ; c'3 : détail de l'extrémité du nerf radial antérieur, innervation de la dernière *sensilla chaetica* sur la nervure costale.
nra : nerf radial antérieur ; nsc1 : nerf sous-costal 1 ; nscr1 : nerf sous-costal récurrent ; sch : sensille *chaetica* ; st3 : sensille trichoïde, type 3.

Le nerf sous-costal suit le trajet de la nervure transverse humérale et pénètre alors dans la nervure costale. Il donne naissance à un rameau récurrent (*nervus recurrens nervi costalis*) et au nerf sous-costal 1 dirigé distalement et de diamètre plus fort (fig.9a). Le nerf récurrent reçoit les axones des cellules bipolaires des sensilles trichoïdes de 60 à 70 µ de la nervure costale, jusqu'à son point de rencontre avec le nerf costal à l'extrémité de l'épaulette. Au niveau où il pénètre dans la nervure transverse humérale, un groupe d'axones se détache et aboutit aux 8 cellules bipolaires du troisième groupe sous-costal "Sc3" . Signalons enfin, 150 µ après le départ de la nervure transversale, la seule sensille campaniforme située dorsalement par rapport à la nervure sous-costale. Le diamètre de cette sensille paraît légèrement plus important que celui des sensilles du groupe sous-costal 3. Cette sensilles reçoit un axone d'un neurone indépendant du troisième groupe et l'axone centripète de ce neurone atteint le nerf sous-costal au milieu de son trajet dans la nervure humérale. Elle est remarquable chez tous les Diptères brachycères.

Le nerf N_2 est beaucoup plus épais que N_1 ; il pénètre dans la nervure radiale (préfurca) et reçoit les axones du premier groupe de cellules bipolaires reliées au premier groupe de sensilles campaniformes alignées face dorsale le long du bord postérieur de la nervure. Immédiatement après le groupe 1, N_1 donne naissance ventralement à un nerf un peu plus grêle (fig.10) .

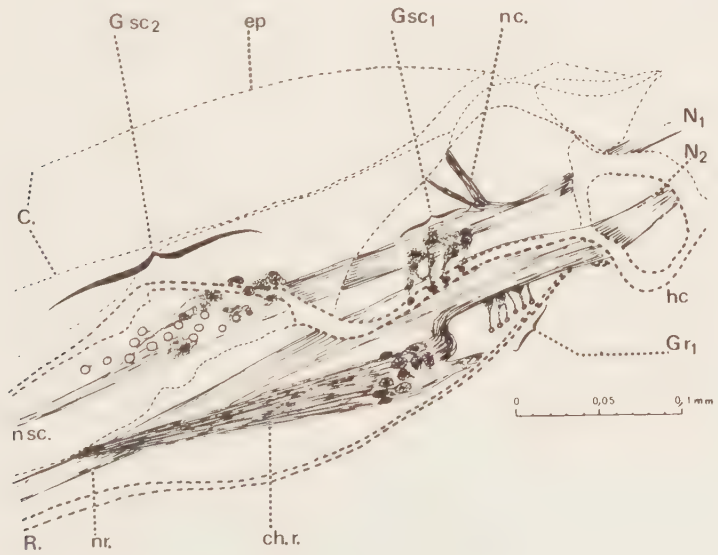


Fig. 10 - *Xanthempis stercorea*. Détail de la région de l'organe chordotonal.

ch r : organe chordotonal ; ep : épaulette ; Gr1 : groupe radial ; G sc1, G sc2 : groupes sous-costaux 1 et 2 ; hc : plaque hypocostale ; N_1 et N_2 : nerfs alaires 1 et 2 ; nc : nerf costal ; nr : nerf radial ; n sc : nerf sous-costal ; R : nervure radiale.

Ce nerf, très court, pénètre aussitôt dans le scoloparium de l'organe chordotonal radial, tendu face ventrale, entre la base élargie de la nervure radiale et, plus distalement sur sa paroi antérieure , L'organe chordotonal croise donc ventralement le nerf radial commun. De nombreuses cellules bipolaires sont visibles dorsalement au nerf radial commun, au niveau où en se recourbant, il se dirige à nouveau parallèlement à l'axe de la nervure. Le nerf radial emprunte la chambre de la nervure radiale commune avant de se bifurquer pour former le nerf radial postérieur vers la nervure radiale 1 et le nerf radial $_2$ vers la nervure $R_4 + 5$. Le nerf radial antérieur se prolonge jusqu'à l'extrémité de la nervure costale au niveau de l'extrémité de $R_4 + 5$. A son arrivée dans la nervure costale, le nerf R_1 donne naissance à un nerf récurrent de très faible diamètre qui se termine vis à vis de l'extrémité du nerf sous-costal 1.

IV - TERMINAISONS SENSORIELLES SUR L'AILE.

Sensilles externes.

Tous les types de sensilles rencontrés chez *Xanthempis stercorea* ont déjà été observés chez d'autres espèces appartenant à des familles différentes. Parmi les sensilles sans processus externe, les sensilles campaniformes sont les seules présentes. Elles peuvent toutefois avoir des diamètres légèrement différents suivant les cas ; ainsi sur la nervure sous-costale, le diamètre de la seule sensille placée face dorsale est beaucoup plus grand que celui de toutes les autres groupées face ventrale. Ces différences ne sont toutefois jamais aussi évidentes que dans le cas de la Drosophile décrit par ZACWILICHOWSKI (1934) et NIEMCZYK (1963).

La détermination des groupes de sensilles sur les nervures sous-costale et radiale est un bon critère de comparaison avec les autres familles de Diptères. La nervure sous-costale possède les trois groupes de sensilles, communs à presque tous les Diptères connus sous ce rapport excepté *Aedes aegypti* . Le groupe 1,peu visible,est situé sur le bord postérieur du repli ventral de la plaque basicostale (1) ; le groupe 2,ventral lui aussi, est plus distal; le groupe 3 est au niveau où se sépare la nervure humérale. Cette disposition particulière chez *Xanthempis stercorea* rappelle un peu les Nématocères (*Sciaridae*) malgré la disparition du nerf sous-costal 2. Rappelons que chez *Drosophila melanogaster* Meig., *Pegomia betae* Curtis, *Hylemia antiqua* Mg.,

(1) Ces sensilles apparaissent différentes des autres et mériteraient une étude plus approfondie avec des techniques nouvelles.

Musca domestica, *Lucilia sericata* et probablement tous les autres Diptères supérieurs, le groupe sous-costal$_3$ est beaucoup plus proximal sur la nervure sous-costale (fig.11) . Les cellules bipolaires liées à ces sensilles sont également très bien groupées et forment des ensembles nettement séparés.

Les groupes des sensilles de la nervure radiale sont, pour certains d'entre eux, plus difficiles à séparer (fig.11b et 11c). Le groupe R_1 est très reconnaissable et constitué de 6 sensilles alignées à la partie postérieure de la base de la préfurca. Le groupe R_2, le plus important, est composé chez *Xanthempis stercorea* de plus de 40 sensilles en plusieurs rangées transversales, dans la région basale élargie de la nervure radiale, très serrées sur toute une surface en triangle dont la pointe est dirigée vers l'extrémité de l'aile. Le groupe R_3 est également bien individualisé, les sensilles sont rassemblées de manière beaucoup plus lâche, le long du bord antérieur de la nervure. Elles sont innervées par des cellules bipolaires bien groupées situées dorsalement en avant du nerf radial commun. Le groupe R_4, encore plus dispersé, suit le bord postérieur de la nervure . Il est constitué de deux parties, les six premières sensilles de ce groupe sont alignées en une seule rangée et innervées par des neurones séparés, alors qu'aux cinq dernières correspondent cinq neurones étroitement liés les uns aux autres en une seule formation (fig. 11c).

Remarque : *Il serait possible de considérer la deuxième partie du groupe R_4 comme un cinquième groupe qui placerait de ce point de vue les* Empididae *parmi les Diptères les plus évolués, les seuls chez lesquels ce chiffre est parfois atteint* (Musca domestica) . *Cependant, le groupe 5 est localisé chez ces espèces sur le bord antérieur de la nervure, ce qui n'est pas le cas chez* Xanthempis stercorea.

Les sensilles campaniformes, placées plus distalement sur la nervure radiale sont très dispersées. La nervure radiale commune en possède une de 400 µ avant la bifurcation du nerf ; cinq sensilles sont réparties le long du nerf radial antérieur, les deux dernières, plus rapprochées de la surface de rencontre avec la nervure costale (fig. 7a) . Le nerf radial postérieur reçoit les axones de deux sensilles le long de son parcours dans la nervure $R_2 + R_3$, puis une dernière sensille est localisée au niveau où la nervure $R_4 + 5$ présente sa bifurcation caractéristique du genre *Empis* (sensu lato) . En tenant compte des critères définis par NIEMCZYK, *Xanthempis stercorea* possède trois types de sensilles trichoïdes (innervées par un seul neurone bipolaire) à caractères de *chaetica*, et un type de *sensilla chaetica* (innervées par un groupe de 4 neurones).

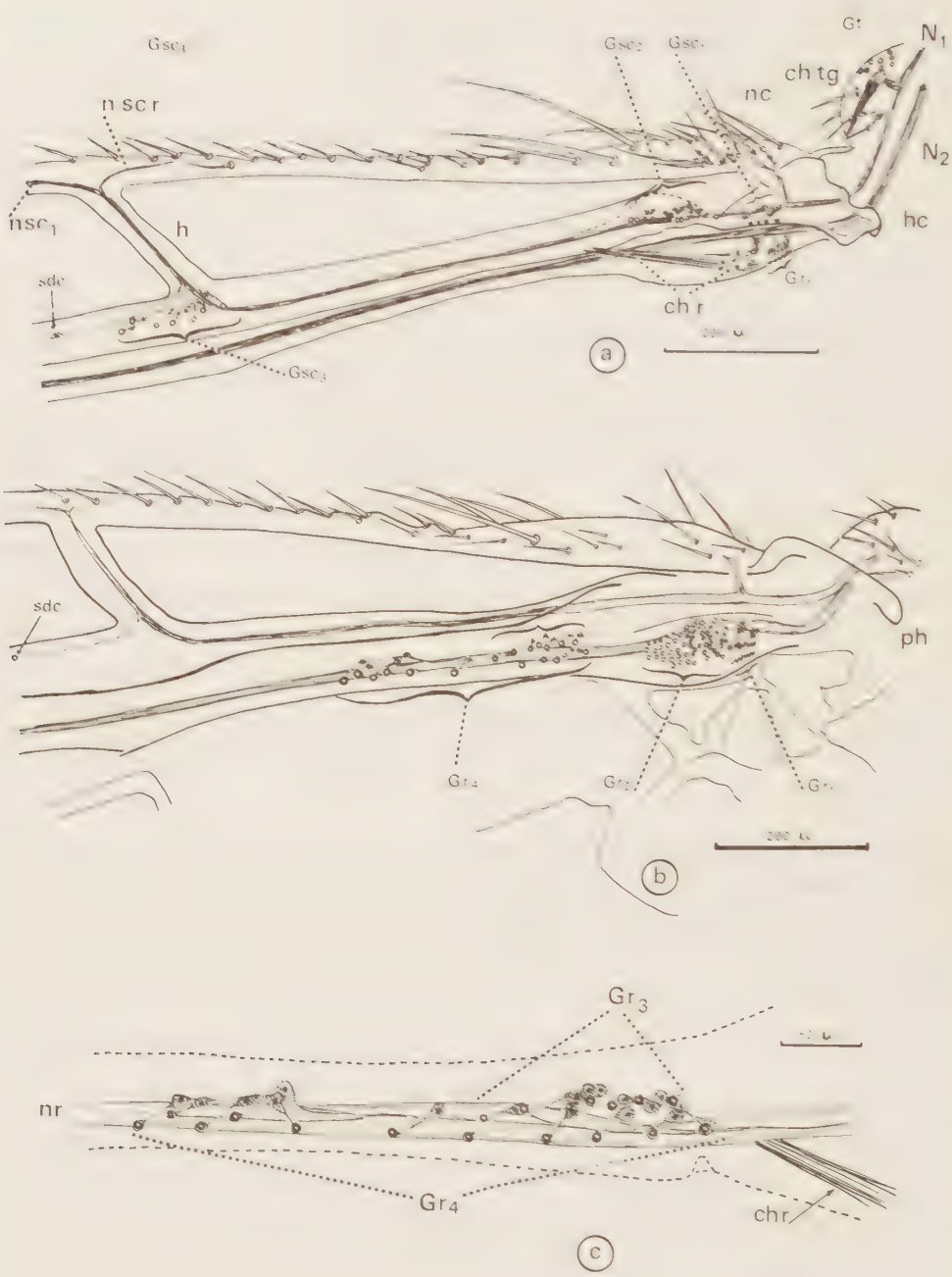


Fig. 11 - *Xanthempis stercorea* . Détermination des groupes radiaux et des groupes sous-costaux.

a - Vue ventrale de la base de l'aile, détail de l'innervation tégulaire, groupes des sensilles campaniformes sous-costales.

b - Vue dorsale de la base de l'aile, sensilles sous-costale, dorsale et groupes radiaux 1,2,3,4.

c - Dessin de l'innervation des groupes radiaux 3 et 4.

ch r : organe chordotonal radial ; ch tg : organe chordotonal tégulaire ; Gr1,2,3,4 : groupes radiaux 1,2,3,4 ; G sc1, G sc2, G sc3 : groupes sous-costaux 1,2,3 ; Gt : groupe tégulaire ; h : transverse humérale ; hc : plaque hypocostale ; N_1,N_2 : nerfs alaires 1 et 2 ; nc : nerf costal ; nr : nerf radial ; n sc1 : nerf sous-costal 1 ; n scr : nerf sous-costal récurrent ; ph : plaque humérale ; sdc : grande sensille campaniforme de la face dorsale de la nervure sous-costale.

Les sensilles trichoïdes à caractères de *chaetica* sont de dimensions très variables. Sur l'épaulette, trois d'entre elles atteignent 400 µ sur 10 µ de diamètre de base. Sur la tegula et sur l'épaulette, des sensilles de 150 µ et 6 µ de diamètre constituent un second type. Enfin, sur tout le parcours de la nervure costale, un troisième type comprend des sensilles de 100 µ sur 5 µ en une rangée dorsale et une rangée ventrale.

Un seul type de *sensilla chaetica* a été distingué. Elles ont 40 µ de longueur sur 2,5 µ de diamètre à leur base et sont innervées soit par quatre soit par un seul neurone, leur embase atteint 4 µ, ce qui, d'après NIEMCZYK est un caractère de *chaetica*, les sensilles trichoïdes présentant une embase à peine plus large que la sensille elle-même . Ces sensilles sont très visibles car l'angle qu'elles font avec la surface de la nervure est beaucoup plus ouvert que celui de toutes les autres sensilles ; elles font saillie au-dessus de la couverture chaetotaxique par leur courbure inversée. Elles sont réparties en deux rangs, dorsal et ventral sur toute la longueur de la costale à partir de la nervure humérale (fig.9 b et c). Nous en avons dénombré 22 sur la face dorsale et 20 sur la face ventrale.

Les caractéristiques morphologiques de ces dernières sensilles sont proches de celles des sensilles trichoïdes à caractères de *chaetica* du groupe III de *Drosophila melanogaster*, cependant celles-ci n'ont qu'un seul neurone. Nous apparenterions plutôt celles que nous avons décrites aux soies sensorielles à 4 neurones de *Hylemia antiqua (Anthomiidae)* dont la répartition sur la nervure est semblable mais dont la morphologie diffère sensiblement.

V - VARIATIONS DE L'INNERVATION OBSERVEES CHEZ LES *EMPIDIDAE*.

La description ci-dessus concerne essentiellement *Xanthempis stercorea* ; elle est pourtant susceptible de s'appliquer à tous les *Empididae* , pour les trajets des nerfs, les types de sensilles rencontrés et leur répartition générale sur les nervures alaires.

Le choix de l'espèce étudiée est dû au fait que ses ailes présentent une très faible pigmentation, mais aussi parce que nous avons obtenu les imagos dans nos élevages et que les injections ont été réalisées sur des individus non encore pigmentés.

Bien d'autres espèces ont cependant été observées après injection au bleu de méthylène effectuée sur des individus également obtenus en élevage ou capturés dans la nature ; nous en donnons ci-après la liste :

Empidinae : *Xanthempis lutea* Meig.
Kriptempis livida L. (en élevage)
Pachymeria tessellata Fab.
Megacyttarus poissoni Trehen
Hilara fuscipes (Fabr.)
Hilara anglodanica Lundbeck
Hilara manicata Meig.

Tachydromiinae : *Tachydromia verralli* Collin
Tachypeza nubila Meig.

Hemerodromiinae : *Phyllodromia melanocephala* Fabr. (en élevage)

Chez les *Empidinae*, les variations interspécifiques portent sur la fréquence des terminaisons sensorielles. Les sensilles trichoïdes de l'épaulette sont beaucoup plus nombreuses chez les espèces de taille plus grande ; on en note une vingtaine sur chaque face de *Pachymeria tessellata*, 15 à 16 à la face supérieure et 16 à la face inférieure de l'épaulette de *Xanthempis stercorea*, 7 à 8 chez *Megacyttarus poissoni* et *Xanthempis stercorea*, 4 à 3 chez *Tachypeza nubila* et *Tachydromia verralli* . Les groupes sous-costaux et les groupes radiaux sont disposés de la même manière ; les différences ne portent que sur le nombre des sensilles campaniformes qui les composent (tabl. 6). Les sensilles plus distales existent aussi chez toutes les espèces et sont dispersées de manière semblable, c'est pourquoi, il ne paraît pas utile de rapporter ici les dessins morphologiques correspondants.

Espèces	Sensilles groupées								Sensilles dispersées			
	Tegula	Nervure sous-costale			Nervure radiale				Nervures			
	Gtg	Gsc1	Gsc2	Gsc3	Gr1	Gr2	Gr3	Gr4	Sous-costale	Rad.commune (préfurca)	Rad.2+3	Rad.4+5
Xanthempis stercorea	12	4	14	8	6	43	7	11	1	1	3+2	1+8
Pachymeria tessellata	?	3	20	12	6	55	9	15	1	1	1+2	1+5
Xanthempis lutea		3+4	10	7	5	21	8	10	1	1	4	2+4
Kriptempis livida	15ou16	4ou5	13	9	6	45	6	12	1			
Megacyttarus poissoni	+15	4ou5	11	11	6	44	7	10	1	1	3	3
Tachista nubila		3	2	4	4	19	3	5	1	1	2	2+3

Tableau 6 : Nombre de sensilles campaniformes sur les ailes de différentes espèces d'*Empididae*.

La nervation alaire de *Phyllodromia melanocephala* est réduite, mais cette particularité n'affecte en rien son innervation qui présente de grandes homologies avec celle des *Empidinae*.

Chez les *Tachydromiinae*, *Tachypeza nubila* et *Tachydromia verralli* ont été choisis car ils caractérisent bien certains types de biotopes où ils ont été trouvés en grande abondance (TREHEN, 1968-1970). La nervation alaire des *Tachydromiinae* présente une réduction encore plus marquée par la disparition de la cellule discale. Malgré cela, les nerfs reconnus précédemment existent tous. Certaines remarques doivent cependant être faites (fig.12).

-- L'épaulette est très faiblement innervée puisque nous n'y trouvons que trois sensilles trichoïdes à la face inférieure et quatre à la face supérieure .

-- Les sensilles trichoïdes plus distales sont disposées en deux rangs et n'atteignent pas l'extrémité de la nervure costale ; de même les premières sensilles sont séparées de l'épaulette par une région nue.

-- Les *sensilla chaetica* à quatre neurones sont également présentes sur la nervure costale.

La même remarque s'applique aux sensilles campaniformes. Les trois groupes sous-costaux et les quatre groupes radiaux existent, mais chacun d'eux comporte un nombre plus faible de sensilles ; de plus, les trois sensilles isolées plus distales de la nervure R4 + 5 sont localisées à la région médiane de l'aile.

En conclusion, l'innervation de *Tachypeza nubila* et *Tachydromia verralli*, bien que démontrant la parenté étroite de ces Insectes avec les autres *Empididae*, laisse entrevoir une plus grande spécialisation si l'on tient compte des principes généralement adoptés antérieurement.

Cette remarque est vérifiée par la concentration des terminaisons sensorielles au niveau du ptérostigma, et aussi par l'absence de sensilles trichoïdes sur une courte distance, entre l'épaulette et la région plus distale de la nervure costale, ainsi qu'à l'extrémité de la nervure costale après le ptérostigma . Corrélativement, les nerfs radial antérieur et radial postérieur sont beaucoup plus courts que chez les *Empidinae*, ajoutant ainsi, à la costalisation, une concentration des terminaisons sensorielles vers la région médio-antérieure de l'aile.

Cette spécialisation apparente de l'aile des *Tachydromiinae* complète celle ,bien visible ,au niveau de leurs pattes ravisseuses et elle accompagne aussi leurs caractéristiques éco-éthologiques particulières (KOVALEV,

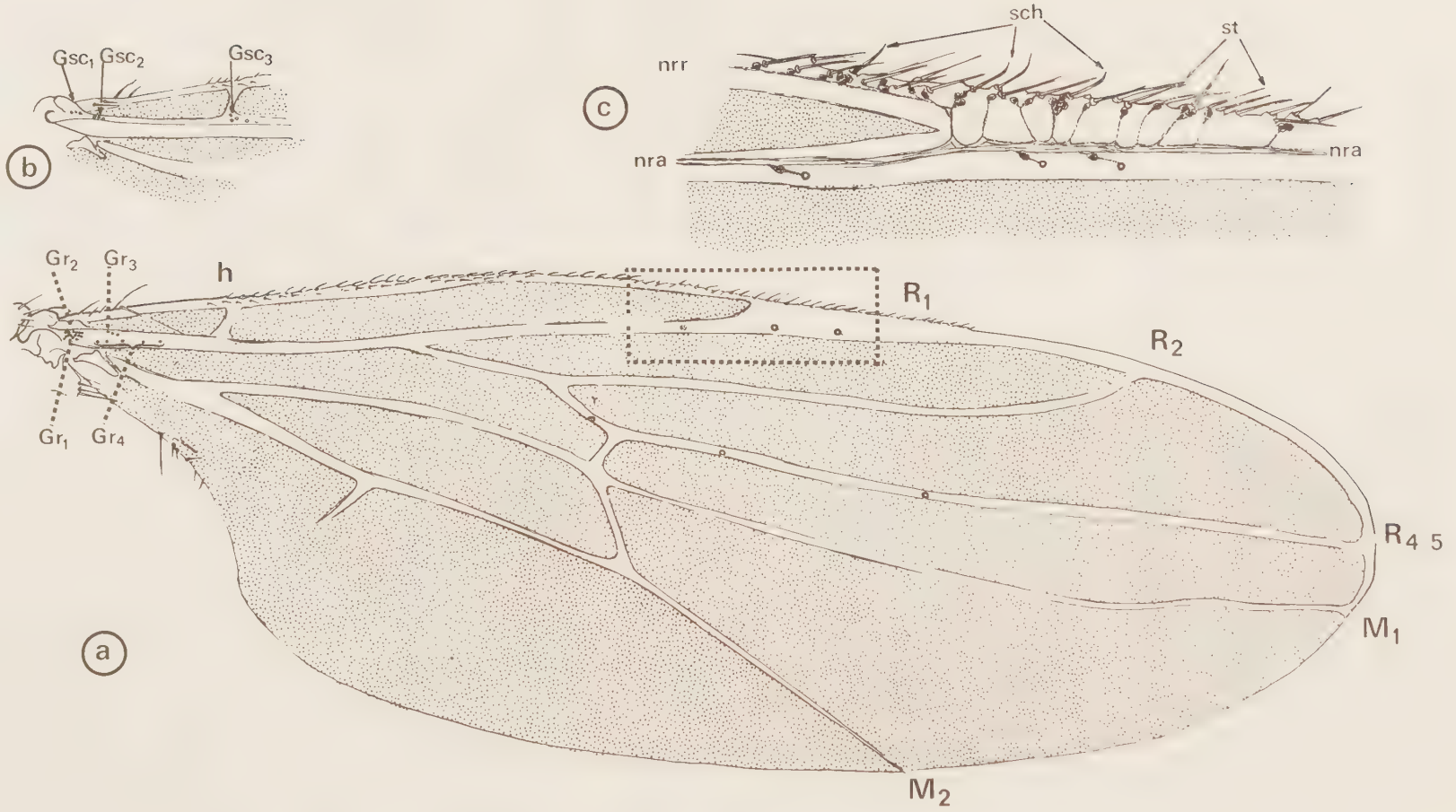


Fig. 12 - *Tachydromia verralli*.

a - Répartition des sensilles, face dorsale de l'aile (présence de soies non innervées sur la bordure de la région anale, disparition des sensilles dans la région distale de la costale, au-delà du ptérostigma).
b - Dessin de la base de l'aile, face dorsale, répartition des groupes sous-costaux. c - Détail de l'innervation du ptérostigma.

Gr1, Gr2, Gr3, Gr4 : groupes radiaux ; Gsc1,Gsc2,Gsc3 : groupes sous-costaux ; h : transverse humérale ; M : nervure médiane ; n ra : nerf radial antérieur ; n rr : nerf radial récurrent ; R : nervure radiale ; st : sensille trichoïde.

(1966). Ces Insectes chassent, à courre ou à l'affût dans la litière ou sur les troncs d'arbres, les micro-Arthropodes : Collemboles ou formes larvaires de Myriapodes, larves d'Hémiptères etc... Leur activité de vol, parfois nulle, est souvent limitée à des bonds de quelques mètres, ou à leur comportement précopulatoire. L'articulation alaire, mal individualisée et très faiblement sclérifiée, confirme également ces particularités biologiques.

PLACE DES *EMPIDIDAE* PARMI LES AUTRES DIPTERES.

Les caractères alaires ne sont qu'un des éléments permettant de mieux définir la place des *Empididae* parmi les autres Diptères . En effet, parmi nos observations, certaines tendent à faire le rapprochement avec les formes plus évoluées, d'autres aboutissent à des conclusions inverses :

-- La concentration des condyles d'articulation des régions sous-costale et radiale montre déjà à ce niveau une forte tendance à la spécialisation par une radialisation et une costalisation déjà très marquées.

-- Chez tous les *Empididae*, le nerf sous-costal 2 est absent. Ce nerf n'existe que chez les Diptères Nématocères où il se prolonge jusqu'à l'extrémité de la nervure sous-costale, au-delà de la nervure transverse humérale.

-- Chez les *Empididae*, tout comme chez les Diptères Cyclorrhaphes, le nerf radial 1 pénètre dans la nervure costale au niveau du ptérostigma et court jusqu'à son extrémité. Ce nerf envoie également, au niveau du ptérostigma, un nerf récurrent. Chez les Diptères Nématocères, le nerf sous-costal 1 est seul à pénétrer dans la région distale de la nervure costale dont il atteint souvent l'extrémité.

-- Les *Empididae* ont un caractère commun avec les Diptères Cyclorrhaphes : chacun des deux rameaux distaux du nerf radial est plus long que la portion commune ; chez les Nématocères, le nerf radial commun est plus long que chacune des deux ramifications distales (NIEMCZYK,1963).

L'étude des sensilles à processus externe nous a permis de reconnaître trois types dans les sensilles trichoïdes innervées par un seul neurone, mais qui, chez *Xanthempis stercorea*, présentent tout de même des caractères de *chaetica* selon la définition de NIEMCZYK. La présence, chez tous les specimens examinés, des sensilles dressées de la nervure costale, mérite plus d'attention ; en effet, elles sont le plus souvent innervées par un groupe de neurones. Ces sensilles présentent beaucoup plus d'analogies avec les sensilles *chaetica* décrites par NIEMCZYK chez *Hylemia antiqua*

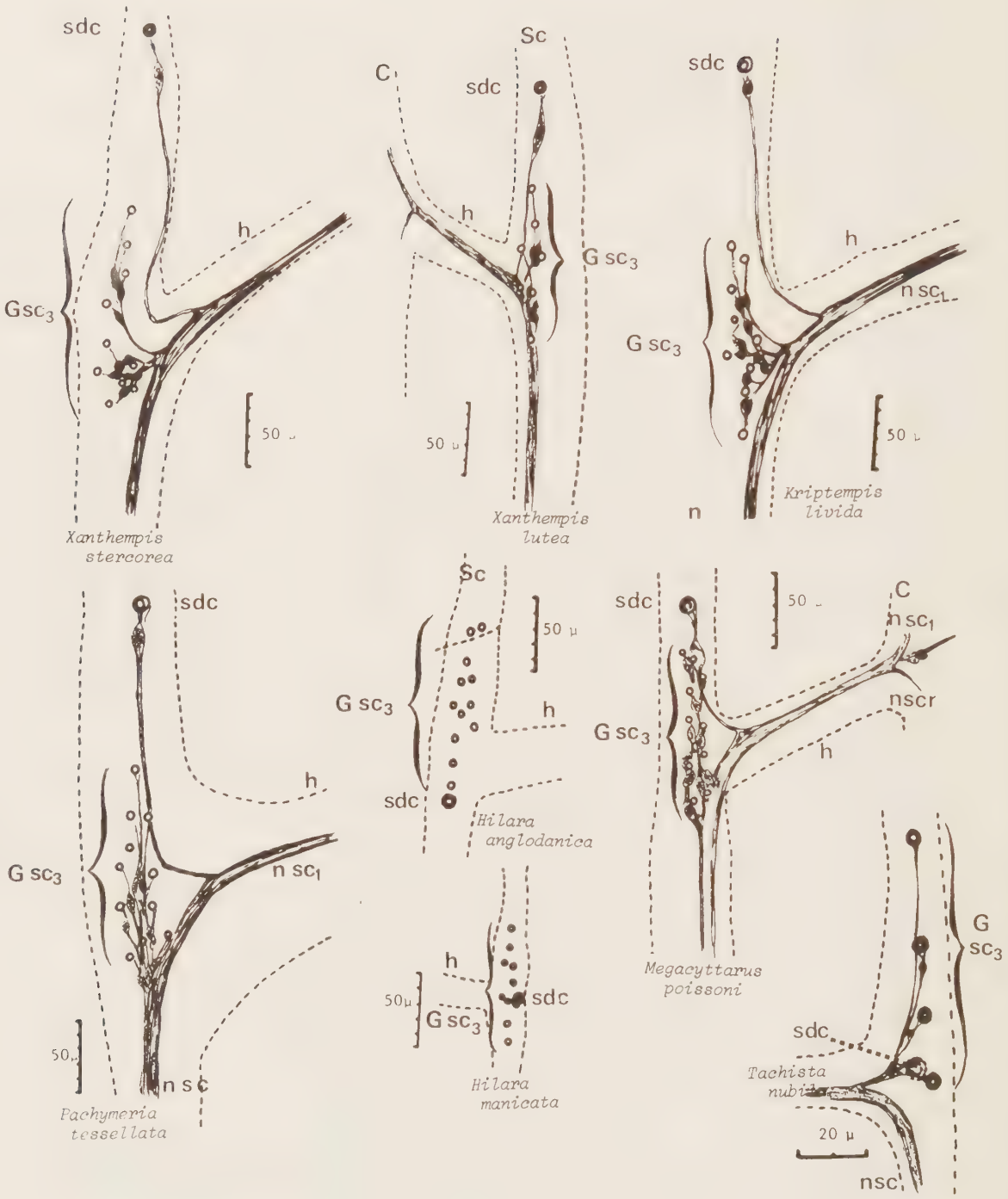


Fig. 13 : Innervation de la région du groupe sous-costal 3 au niveau de la transverse humérale chez quelques *Empididae* , position relative de la grande sensille dorsale.

C : nervure costale ; G sc3 : groupe sous-costal 3 ; h : transverse humérale ; nsc : nerf sous-costal ; nsc 1 : nerf sous-costal 1 ; n scr : nerf sous-costal récurrent ; Sc : nervure sous-costale ; sdc : grande sensille campaniforme de la face dorsale.

qu'avec les soies crochues de *Sciara thomae* apparemment disposées de la même manière. Ce type de sensille n'est signalé chez aucun autre Nématocère *Tipulidae* ou *Culicidae*.

L'énumération ci-dessus est donc en faveur d'un rapprochement avec les Diptères supérieurs. Elle doit cependant être complétée par d'autres remarques plus nuancées : la distinction de 4 groupes radiaux a été faite mais les sensilles campaniformes sont tout de même dispersées beaucoup plus largement sur toute la région proximale de la nervure ; de même la comparaison du groupe sous-costal chez quelques espèces d'*Empididae* montre une dispersion beaucoup plus grande des sensilles vers la nervure sous-costale, alors que chez la Drosophile ou *Hylemia antiqua*, ce groupe est très resserré et beaucoup plus proximal . La disposition est plus proche de ce qui est observé chez *Sciara thomae* où le nerf Sc2 existe encore (voir fig.4 et fig. 13).

Les cônes, innervés ou non, sont absents chez tous les *Empididae* alors qu'ils existent chez la Drosophile et qu'ils sont innervés chez *Calliphora vicina* R.D..

°
° °

L'innervation alaire ne permet donc pas à elle seule de répondre aux questions posées ; cependant, elle favorise partiellement et de manière très nuancée, une possibilité de parenté avec les Diptères Cyclorrhaphes. Cette possibilité est d'importance, car elle vient confirmer les conclusions de BAHRMANN (1948) dans son travail sur les *genitalia* des *Dolichopodidae* dont l'étroite parenté avec les *Empididae* n'a jamais été mise en cause. Malgré cela, certaines caractéristiques beaucoup plus archaïques, permettent de penser que la nervation alaire n'a sans doute pas suivi la même voie d'évolution que d'autres aspects de la morphologie de l'Insecte mis en cause par des exigences différentes liées à sa biologie ; nous pensons aux *genitalia* et au comportement d'accouplement, ainsi qu'aux stades préimaginaux et à leur écologie.

CHAPITRE II

ORGANISATION COMPARÉE DES *GENITALIA* CHEZ LES *EMPIDIDAE*

L'étude anatomique comparée des *genitalia* a,comme nous l'avons déjà exposé, abouti à l'élaboration d'un arbre généalogique des Diptères *Empididae* , (BAHRMANN,1961). La sous-famille des *Empidinae* y est incluse et placée parmi les formes moins spécialisées, ayant conservé en particulier une symétrie bilatérale. Elle présente aussi une parenté d'origine probable avec des sous-familles très spécialisées, comme les *Hemerodromiinae*, ou la famille des *Dolichopodidae*.

Les *Empidinae* montrent une certaine unité morphologique par leur organisation alaire, ainsi que par les pièces buccales des imagos. Cette homogénéité est moins apparente par l'examen des *genitalia* dont la variabilité a été soulignée dans de nombreux ouvrages, (BAHRMANN, 1961 ; COLLIN,1961) . Elle se trouve renforcée par une approche descriptive du fonctionnement réalisée dans ce chapitre, consécutive à la connaissance de la musculature, ainsi que des "patterns moteurs " accompagnant la copulation chez ces Insectes.

Nous avons réalisé avec un maximum de précision, une étude anatomique des structures sclérifiées et de leur musculature ; puis, à partir des observations nombreuses existantes ou originales, nous avons reconstitué les éléments de leurs phases de comportement accompagnant le coït et ainsi les mouvements des *genitalia*.

I - LE GENRE *HILARA* (ex. *Hilara maura* Fab.).

A - LE SEGMENT GENITAL (fig. 14, 1 et 2).

L'abdomen compte 9 segments distincts, dont le neuvième est composite, formé par la fusion des segments 9 et 10, c'est l'*hypopygium*, selon la définition de ABUL NASR (1948). Il comprend une portion ventrale : *hypandrium*, et une portion dorsale : *epandrium*.

Chez *Hilara*, l'*hypandrium* conserve dans toutes les espèces une symétrie bilatérale et présente, en outre, un prolongement terminal réfléchi dorsalement, l'*aedeagus*. Cet *aedeagus* contient une gouttière, la *theca*, dans laquelle se loge le *flagellum du pénis*. L'incurvation dorsale de l'*hypandrium* a provoqué une importante réduction des tergites des segments 7 et 8.

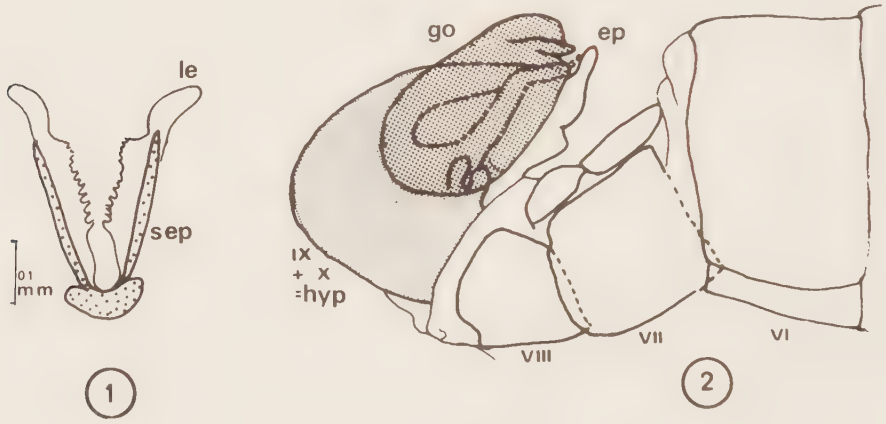


Fig. 14 - *Hilara maura*

1) :*Epandrium* isolé . 2) : Aspect de l'*hypopygium* et des derniers segments abdominaux VI,VII, VIII, IX + X.

ep : *epandrium* ; go : gonopode ; hyp : *hypandrium* ; le : lobe externe de l'*épandrium* ; sep : sclérite épandrial.

L'*épandrium* est réduit à une lamelle bilobée distalement, prenant appui à sa base sur deux sclérites articulés sur la base de l'*hypandrium* .Il n'est pas possible de retrouver trace des *cerci*, bien que l'orifice anal soit situé à la base des deux lobes de la lamelle épandriale.

B - LES STRUCTURES GENITALES EXTERNES.

DUPUIS (1950) propose deux catégories de structures externes :

-- les structures pseudophalliques dérivées d'ébauches sans relation avec le canal éjaculateur ectodermique,

-- les structures euphalliques dont le développement est lié à celui du canal ectodermique.

Nous les examinerons successivement :

1) Les structures pseudophalliques.

Elles comprennent les gonopodes (= *basistyli*) formant deux valves maintenues de part et d'autre de l'*aedeagus* par des muscles puissants . Leur partie distale comprend ,chez *Hilara maura*, ainsi que chez toutes les espèces du genre, un repli horizontal , le *stylus*, nom donné par BAHRMANN, (1961), sans préjuger de son homologie chez toutes les espèces d'*Hilara*.

2) Les structures euphalliques.

La structure centrale, qui prolonge le canal éjaculateur, est la *vesica* (ABUL NASR,1948; *Vesica seminalis*,BAHRMANN,1961; Samen Spritze, HENNIG, 1948 ;Ejaculatory sac, COLE,1927).Il s'agit d'un évasement de la lumière du canal dont les parois se sclérifient et se prolongent distalement pour former le tube effilé du *flagellum du pénis* (fig. 16, 2) . Le flagellum du pénis est probablement une invagination hypodermique puisqu'il possède sur sa génératrice extérieure une lame membraneuse, qui se sépare en deux lamelles recouvrant de part et d'autre l'hypoderme de la *theca* (fig.15, 3). Latéralement , les parois de la *vesica* donnent deux prolongements qui fusionnent avec les parois latérales de l'*hypandrium* . A ce niveau, se détachent les paramères (crochets copulateurs) terminés distalement par un crochet effilé (fig. 15, 1). L'apodème éjaculateur est un épaississement impair ventral de la *vesica* . Il est orienté verticalement dans le plan sagittal (fig.15, 1).

C - MUSCULATURE.

Le nom attribué à chaque muscle indique l'action principale exercée chez l'espèce décrite; cette action étant,comme nous le constaterons par la suite, différente d'une espèce à l'autre, il est nécessaire de numéroter chaque muscle. Ce procédé a été utilisé avec succès au sein des *Empidinae*. Il a permis aussi d'établir des homologies entre les muscles décrits chez *Empis tessellata* (TREHEN,1965) et ceux décrits chez un *Dolichopodinae (Dolichopus sp.* (BAHRMANN, 1966). C'est pourquoi,même si l'ordre d'énumération ne semble pas toujours très logique, il n'est plus possible de modifier cette " immatriculation ".

1) Muscles des structures pseudophalliques (fig. 15, 2 ; 16, 6).

-- Muscle rétracteur du *stylus* (n°7) : s'attache distalement sur le *stylus* et à son autre extrémité sur la paroi du gonopode.

-- Muscle rétracteur des gonopodes (n°5) : va de l'extrémité des gonopodes à

la base de l'*aedeagus*. Il est de forme cônique et sa base est située sur le gonopode, son sommet s'attache sur l'*aedeagus*.

-- Muscle protracteur du gonopode (n°6) : s'insère d'une part sur chaque sclérite de l'épandrium, d'autre part sur la région proximale de chaque gonopode.

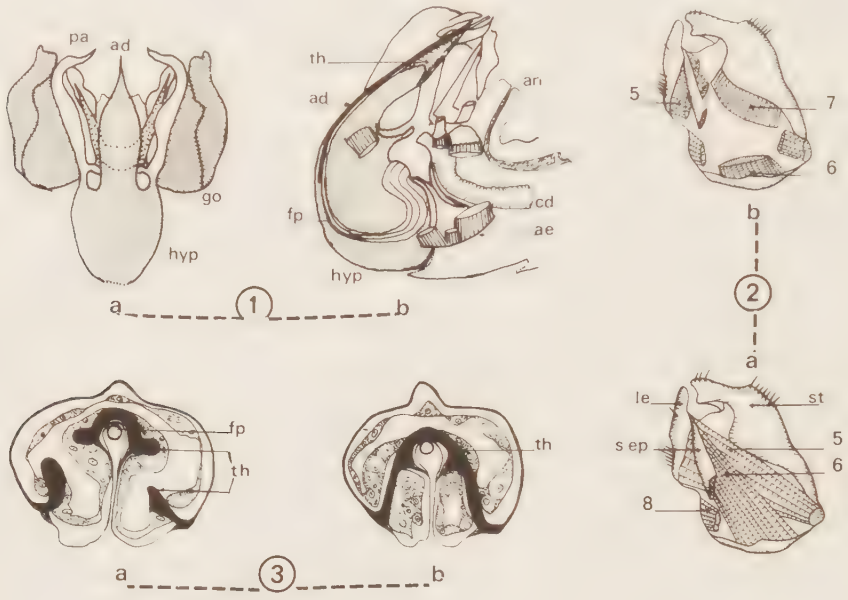


Fig. 15 - *Hilara maura* Fab.

1) *Hypopygium* : a- vue dorsale ; b- vue latérale après dissection et résection des muscles euphalliques du côté droit.

2) Gonopode droit : a- face interne après résection des muscles n°5 et n°6 ; b- face interne sans dissection des muscles.

3) Coupes transversales : a- à la base de l'*aedeagus* ; b- à son extrémité.

ad : *aedeagus* ; ae : apodème éjaculateur ; an : anus ; fp : flagellum du pénis ; go : gonopode ; hyp : hypandrium ; le : lobe externe ; m5 : muscle rétracteur du gonopode ; m6 : muscle protracteur du gonopode ; m7 : muscle rétracteur du style ; m8 : muscle épandrial .

2) Muscles des structures euphalliques :

Ces muscles, pairs, provoquent les mouvements du *flagellum du pénis* et de l'*aedeagus*; il y en a quatre principaux :

-- Muscle rétracteur du *flagellum* (n°1) : s'attache sur la lamelle distale de l'apodème éjaculateur, et rejoint la paroi antéro-dorsale de l'*hypandrium* en avant de la *vesica*. C'est le plus développé des trois muscles prenant appui sur l'apodème (fig. 16, 5 et 7).

-- Muscle médian (n°2) : nommé ainsi, bien sûr, à cause de sa position, mais également en raison de l'incertitude qui entoure son rôle possible .

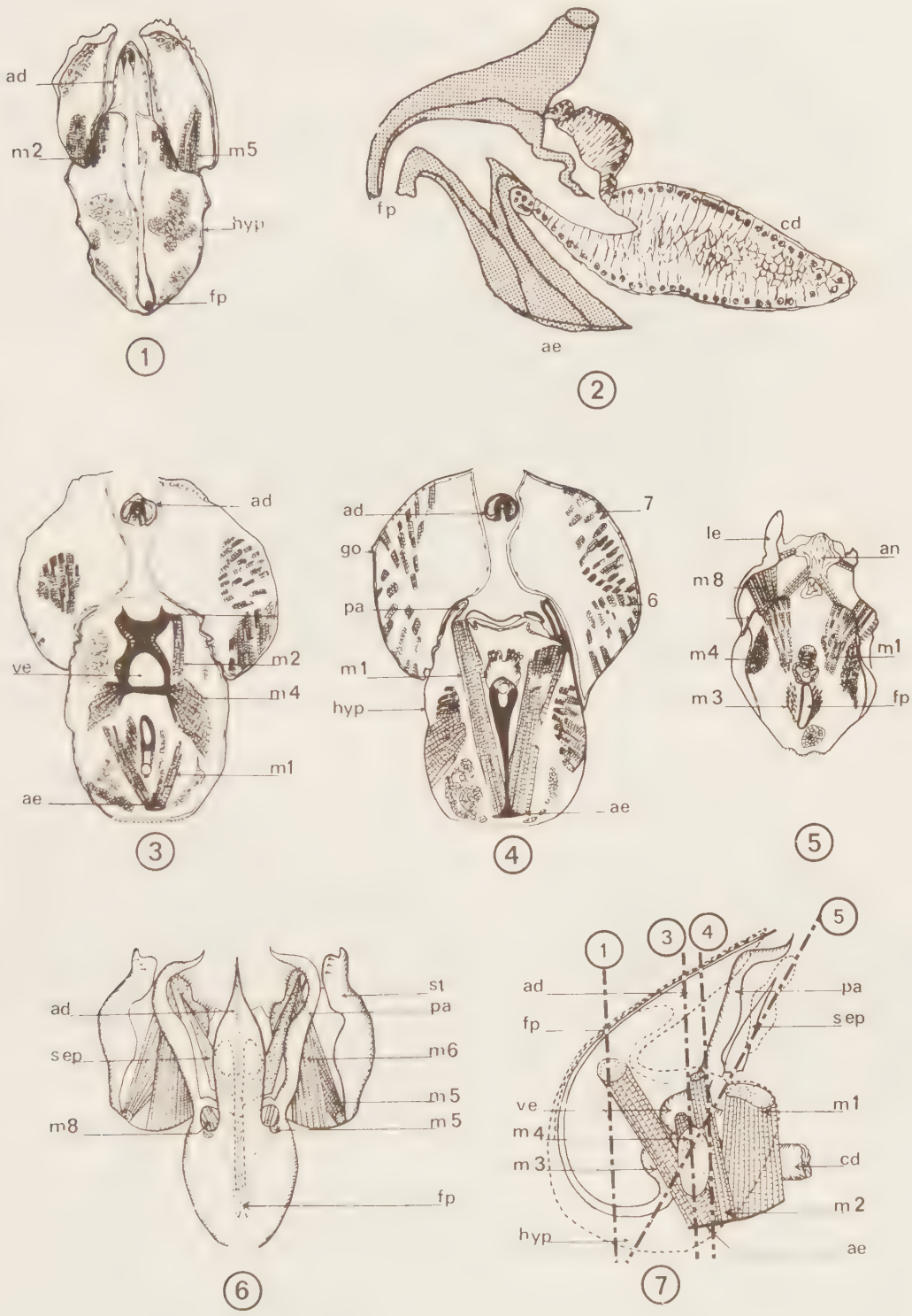


Fig. 16 - *Hilara maura* Fab.

1, 3, 4, 5 : Coupes histologiques transversales de l'*hypopygium* orientées comme indiqué fig. 7.- 2 : Coupe longitudinale de la *vesica*.- 6 : Dessin de l'*hypopygium* en vue dorsale, les gonopodes écartés.- 7 : Reconstitution de la musculature des organes euphalliques, vue latérale droite.

ad : *aedeagus* ; ae : apodème éjaculateur ; an : anus ; cd : canal déférent ; fp : *flagellum du pénis* ; go : gonopode ; hyp : *hypandrium*; m1 : muscle rétracteur du flagellum ; m2 : muscle médian ; m3 : muscle protracteur du flagellum ; m4 : muscle transverse ; m5 : muscle rétracteur des gonopodes ; m6 : muscle protracteur des gonopodes. pa : paramères ; s ep : sclérite épandrial ; st : *stylus* ; ve : *vesica*.

Il va de la lamelle distale à la base des paramères, latéralement à la *vésica*, (fig. 16, 4 et 7).

-- Muscle protracteur du *flagellum* (n°3) : plus postérieur, il va de l'apodème éjaculateur à la paroi de l'*hypandrium* au niveau de la base de l'*aedeagus* (fig.16, 1 et 7).

-- Muscle transverse (n°4) : perpendiculaire aux précédents, possède une large insertion sur la paroi latérale de l'*hypandrium* et une insertion très petite de part et d'autre de la *vesica*. Son rôle n'est pas élucidé malgré son volume important et sa position tout à fait particulière et originale (fig. 16, 3,4,5,7).

D - ETUDE FONCTIONNELLE.

1) Position relative des segments génitaux chez l'Insecte,au repos.

Les segments VII et VIII dont nous avons souligné la réduction, sont télescopés et disparaissent à l'intérieur du sixième segment. L'*hypopygium* est alors au contact du sixième segment abdominal, les gonopodes sont serrés contre l'*aedeagus* et le cachent entièrement ainsi que les paramères (fig. 17, 1).

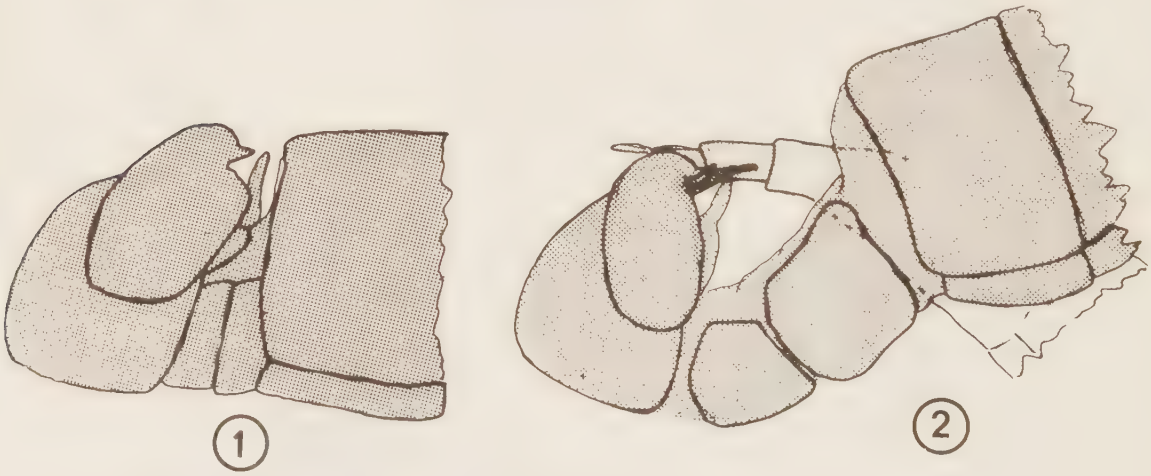


Fig. 17 - *Hilara maura* Fab.
1) Abdomen mâle au repos ; 2) Abdomen mâle pendant le coït .

2) Position relative des segments génitaux chez l'Insecte, pendant le coït.

Nos observations,nombreuses,ont été possibles pendant quelques secondes sur des couples capturés au filet fauchoir (voir page). Le mâle est placé sur la femelle. Les pattes P_1 reposent sur la tête de la femelle où elles effectuent des mouvements de va-et-vient sur les antennes. Les pattes P_2 accrochent le thorax en avant des ailes, les pattes P_3 en arrière

des ailes. Les derniers segments abdominaux du mâle (VII et VIII) étirés , passent sous l'extrémité abdominale de la femelle. L'extrémité de l'*aedeagus* fait alors saillie en avant des gonopodes et pénètre entre les valves génitales de la femelle (fig.17,2 et photo 1). Les gonopodes occupent une position en retrait par rapport à l'*aedeagus* et le *stylus*, fortement rétracté, maintient l'extrémité de l'abdomen de la femelle. Les paramères demeurent au niveau de l'extrémité de l'*aedeagus*.

Photo 1

Couple d'*Hilara maura*, capturé au filet fauchoir.

3) Observations des mouvements possibles par les *genitalia*.

Ces mouvements ont été observés sur des mâles séparés artificiellement de la femelle. Les plus importants d'entre eux, sont provoqués par l'étirement ou la contraction des segments VII et VIII, complétés par les déformations et les mouvements relatifs des *genitalia*.

- Gonopodes : Ils peuvent effectuer de très faibles mouvements antéro-postérieurs laissant apparaître, ou cachant l'extrémité de l'*aedeagus* (protraction - rétraction) ; mais ils subissent surtout des déformations causées par le repli de leur extrémité dorsale sur leur base. Ces déformations s'accompagnent aussi d'adduction et d'abduction relativement à l'extrémité de l'*aedeagus*. L'adduction permettant à l'extrémité distale des gonopodes (*stylus*) de maintenir l'extrémité de l'abdomen femelle.

- Paramères : Ils ne subissent pas de déplacements possédant une amplitude suffisante pour être décelée à la loupe, et de plus, ils sont le plus souvent cachés sous les gonopodes.

- Flagellum : Il peut faire saillie de plus du 1/4 de sa longueur, à l'extrémité de l'*aedeagus*. Il apparaît alors souvent une gouttelette de liquide visible même sans loupe binoculaire sur des mâles capturés sur le terrain.

4) Action supposée des muscles.

Les observations ci-dessus ont permis de supposer l'action des muscles d'après leur position. Trois muscles sont responsables des déformations et des mouvements des gonopodes :

-- Le muscle rétracteur du *stylus* (n°7) provoque la contraction dorso-ventrale du gonopode par le repli de la région distale sur la base.

-- Le muscle rétracteur des gonopodes (n°6), libère par son action l'extrémité de l'*aedeagus*, en le déplaçant vers l'arrière.

-- Le protracteur des gonopodes (n°5) agit sur la base de l'organe et provoque un déplacement antérieur d'ensemble, vers l'extrémité de l'*aedeagus*, ainsi qu'un mouvement d'adduction.

Les muscles des organes euphalliques entraînent la rétraction ou la protraction du *flagellum* ainsi que l'éjaculation du liquide séminal. Cette action n'est pas douteuse pour les muscles protracteur et rétracteur du *flagellum* par déplacement à l'intérieur de la *theca*. La contraction du muscle médian provoque l'affaissement des parois latérales de la *vesica* , et en conséquence la projection de son contenu dans le canal du *flagellum*. Le rôle possible du muscle transversal n'est pas évident. Il est cependant très développé chez *Hilara* . Sa contraction modifie le volume de la cavité de la vésica en antagoniste de celle du muscle médian . Joue-t-il un rôle de " Pompe spermatique " en combinaison avec ce dernier ? Cette possibilité n'est pas à exclure dans la mesure où un dispositif analogue existe chez les Diptères Nématocères (ABUL NASR,1948).

Les descriptions qui précèdent sont relatives à *Hilara maura*, toutefois, après vérification, il apparaît une grande uniformité de structure chez toutes les espèces de ce genre. Il n'en est pas ainsi des autres *Empidinae*, qui laissent entrevoir,d'un genre à l'autre, une réduction progressive de certains éléments squelettiques entraînant l'atrophie des muscles concernés mais s'accompagnant toujours d'un plus grand développement d'autres éléments sclérifiés et entraînant chez certaines espèces l'apparition de muscles néo-formés n'ayant leur homologue chez aucune autre.

Il est bien évident qu'une semblable recherche ne se justifie que si elle s'accompagne d'une étude comparée des comportements sexuels chez ces mêmes espèces.

II - ETUDE ANATOMIQUE COMPAREE DU COMPLEXE GENITAL EXTERNE CHEZ LES *EMPIDIDAE*.

Une trentaine d'espèces ont été étudiées. Elles ont été choisies parmi les genres *Empis* (sous-genre : *Empis*, *Xanthempis*, *Pachymeria*, *Kriptempis*) et *Rhamphomia* (sous-genre : *Rhamphomia*, *Holoclera*, *Pararhamphomia*, *Megacyttarus*).

A - LE SEGMENT GENITAL.

L'abdomen comprend neuf segments, beaucoup moins modifiés que chez *Hilara*. Les tergites 7 et 8 conservent en particulier leur position normale et sont même renforcés chez *Xanthempis stercorea* par fusion avec les sternites correspondants. Le segment génital (9ème) montre une évolution entre les espèces considérées, portant à la fois sur l'*hypandrium* et l'*épandrium*.

- L'hypandrium :

Chez *Pararhamphomia barbata*, il forme un ensemble bien sclérifié protégeant la *vesica*. Il se prolonge distalement par l'*aedeagus*, qui contient comme chez *Hilara*, le *flagellum*, (fig. 18,1). Il présente une réduction plus importante chez *Holoclera tennuirostris* et *Megacyttarus crassirostris*, par disparition du prolongement formant l'*aedeagus* (fig. 18, 2 et 3). Cette réduction s'accentue encore chez *Pachymeria tessellata*, *Xanthempis stercorea*, etc... et surtout chez *Kriptempis livida*. Il se réduit alors en un sclérite, servant, comme nous le verrons, de point d'appui au muscle protracteur du *flagellum* (fig. 18, 4,6,7).

- L'épandrium :

Les modifications de cette partie des *genitalia* sont complémentaires de ce qui a été décrit à propos de l'*hypandrium*. Dans sa forme la plus simple, il est composé, selon BAHRMANN, de deux languettes séparées à leur extrémité distale et réunies à leur base par une pièce sclérifiée,et,les *cerci*, quand ils existent, se présentent sous la forme de deux excroissances dressées de part et d'autre de l'ouverture anale entre les deux lobes dorsaux de l'*épandrium*. Cette description correspond à l'organe existant chez *Hilara*.

Chez les autres *Empidinae*, des sclérites pairs supplémentaires apparaissent, disposés sous les gonopodes, de part et d'autre du *flagellum*. Ces sclérites repoussent les lobes de l'*épandrium* vers l'extrémité de l'abdomen où ils se superposent aux gonopodes, chez *Pararhamphomia barbata*,

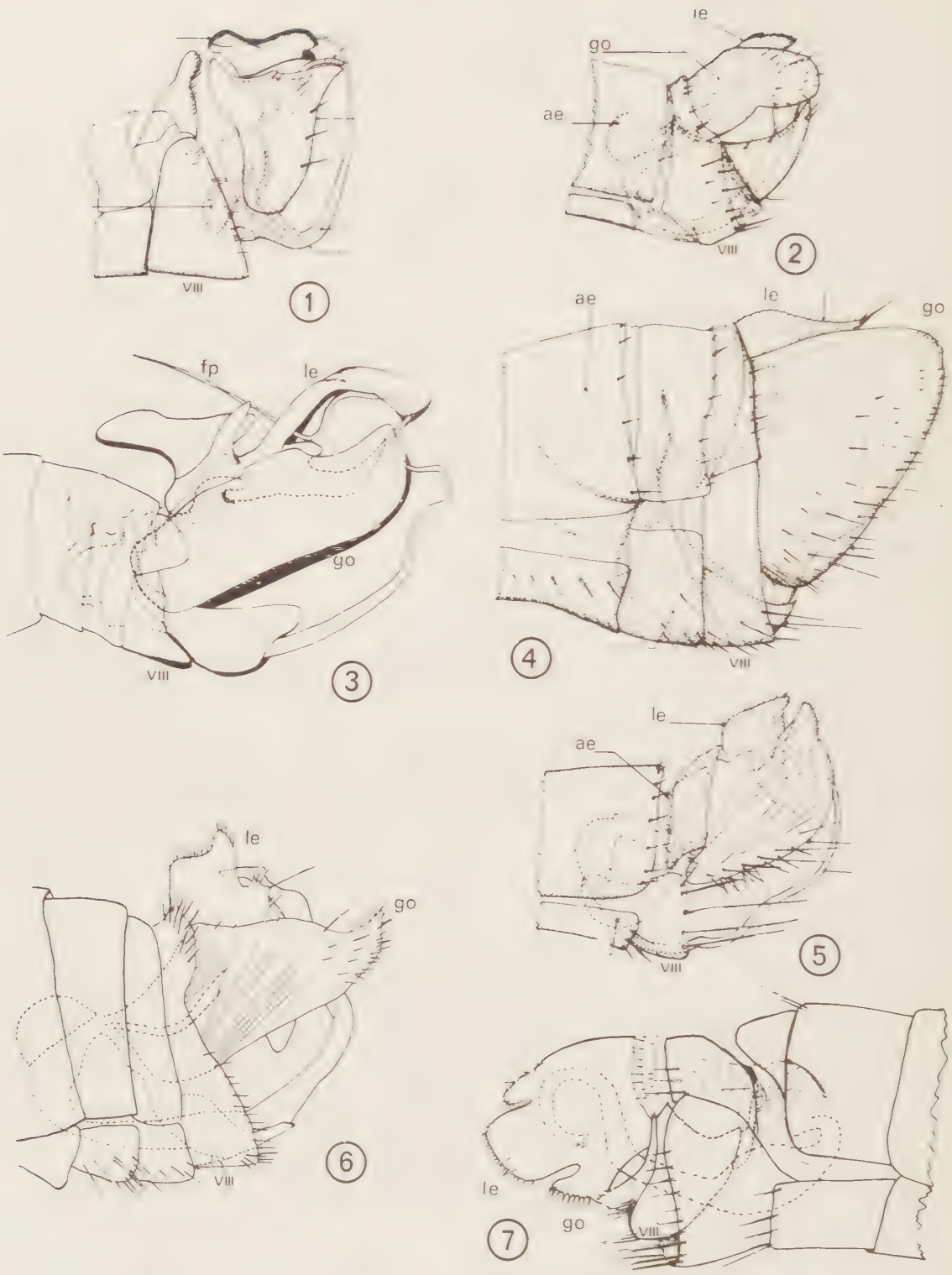


Fig. 18 - Vue sagittale de l'[illegible] chez quelques [illegible].

[illegible] ; [illegible] ; [illegible] ; [

Holoclera tennuirostris, *Megacyttarus crassirostris* (fig. 19, 1, 2,3). Le sclérite épandrial présente un degré de différenciation encore plus marqué dans le genre *Xanthempis*, en particulier chez *Xanthempis stercorea* où la lame donne trois structures distales paires : une lame vers le gonopode , une lame aboutissant au lobe externe dorsal de l'*épandrium* et une excroissance dirigée ventralement et se terminant en pointe de chaque côté du *flagellum*. Dans ce cas, chaque gonopode se trouve pratiquement doublé de son côté interne par la portion distale correspondante du sclérite de l'*épandrium* (fig.19,4 et 6). L'importance prise par l'*épandrium* est encore plus marquée chez *Kriptempis livida* où le lobe ventral du sclérite s'est développé jusqu'à prendre l'aspect d'une valve externe capable de mouvements propres, grâce à des muscles nouveaux. Le sclérite de l'*épandrium* possède une ramification en spirale, sur laquelle s'attachent ces muscles nouveaux de la valve épandriale. L'orifice anal suit la migration de l'*épandrium* pour atteindre l'extrémité de l'abdomen (fig. 19, 7).

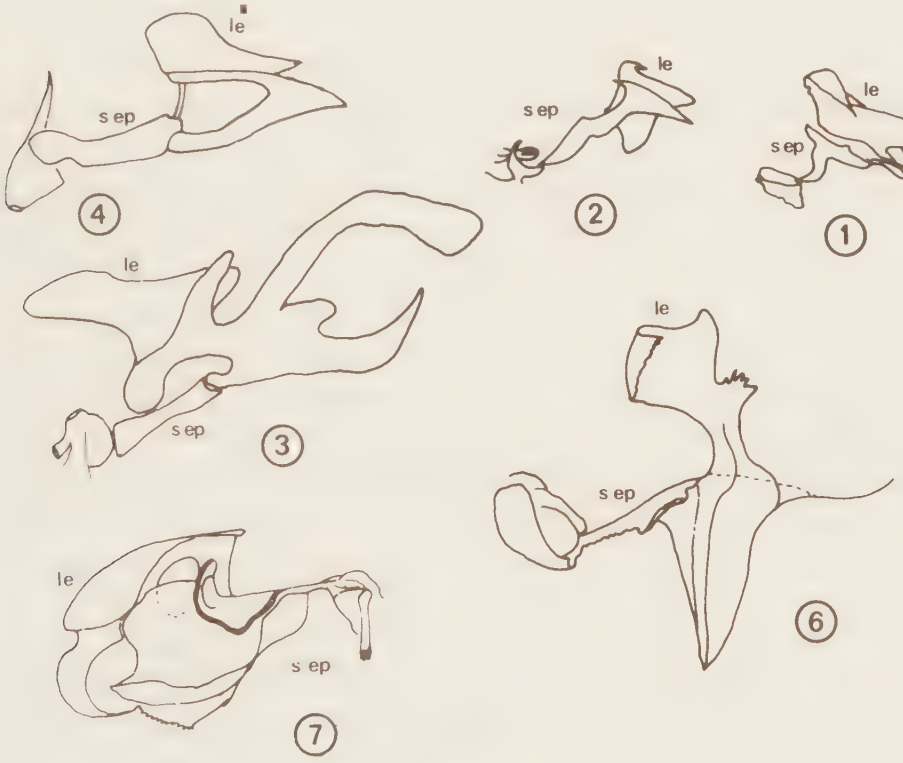


Fig. 19 - *Epandrium* droit de quelques *Empidinae*, en position normale .
1- *Pararhamphomia barbata* ; 2- *Holoclera tennuirostris* ; 3-*Megacyttarus crassirostris* ;
4- *Pachymeria tessellata* ; 6- *Xanthempis stercorea* ; 7- *Kriptempis livida*.
le : lobe externe ; s ep : sclérite épandrial.

B - STRUCTURES GENITALES EXTERNES.

-- Structures pseudophalliques .

Elles ne comprennent que les gonopodes et sont représentées chez toutes les espèces étudiées. Elles se présentent sous la forme de deux valves de forme générale plus simple par la disparition du *stylus* des *Hilara*. Leur importance, relativement à l'ensemble génital externe, est également moins grande ; enfin leur position est très différente d'un genre à l'autre et suit les migrations consécutives au grand développement de l'*épandrium*. Ces modifications de leur orientation sont rendues plus nettes par les muscles.

Kriptempis livida est à nouveau l'espèce où les gonopodes se présentent sous leur forme la plus modifiée ; ils sont repliés ventralement, partiellement cachés sous le huitième sternite et ils fusionnent l'un avec l'autre à leur extrémité distale, formant une anse autour du *flagellum*, (fig.18 et fig. 20).

-- Structures euphalliques .

Les paramères (crochets copulateurs) sont absents chez tous les *Empidinae*. Le flagellum du pénis se présente sous un aspect extrêmement varié d'une espèce à l'autre : filiforme chez *Pararhamphomia barbata*, il est plus trapu chez *Holoclera tennuirostris*, *Pachymeria tessellata et Xanthempis stercorea* etc... L'augmentation de son diamètre est liée sans doute à la disparition de la *theca*, elle-même consécutive à celle de l'*aedeagus*.

Chez la plupart des *Empidinae*, ce *flagellum* se replie dorsalement malgré la présence de sinuosités plus ou moins nombreuses comme chez *Megacyttarus crassirostris* et se termine de la même façon au niveau des gonopodes comme chez *Hilara maura* et *Pararhamphomia barbata*, ou au niveau de l'*épandrium* chez *Pachymeria tessellata*, *Xanthempis stercorea* et surtout *Kriptempis livida* . Le *flagellum* de cette dernière espèce décrit un S et son extrémité, contrairement aux autres *Empidinae*, est dirigée ventralement (fig. 20 et fig. 21, 7).

L'apodème éjaculateur varie en forme et en position au sein du complexe génital. Son importance volumétrique est moins grande que chez *Hilara* et sa forme, étroitement liée au sens de traction des muscles euphalliques, est donc en conséquence influencée par les modifications plus ou moins sensibles de son orientation. Dirigé ventralement à la verticale chez *Hilara* son axe se redresse légèrement vers l'avant chez *P. barbata*; il est horizontal chez *P. tessellata* et *Holoclera tennuirostris* , mais il dépasse dorsalement l'horizontale chez *M. crassirostris*, toutes les espèces du genre *Xanthempis* et enfin chez *Kriptempis livida*.

C - MUSCULATURE.

L'importance acquise par l'*épandrium* aux dépens de l'*hypandrium* s'accompagne de remaniements parfois extrémement importants de toute l'organisation musculaire. L'un des plus remarquables est la disparition du muscle euphallique transverse chez tous les *Empidinae* sauf *Hilara*. D'autres muscles prennent un développement et une orientation en rapport avec les modifications anatomiques particulières, comme la disparition du *stylus*, ou la réduction de l'apodème éjaculateur. Les muscles épandriaux existant chez *Hilara* prennent au contraire une plus grande importance et sont souvent accompagnés par des structures musculaires propres à certaines espèces : *Xanthempis stercorea* ou *Kriptempis livida*.

-- Musculature comparée des structures pseudophalliques (gonopodes).

- *Le muscle rétracteur* (n°5).

Il existe chez toutes les espèces et est orienté selon le grand axe du gonopode dont il atteint l'extrémité.

- *Le muscle protracteur* (n°6).

Il présente chez toutes les espèces une orientation nouvelle, causée par l'importance prise par le sclérite épandrial . Les fibres sont maintenant transversales, orientées perpendiculairement à la surface des gonopodes, transformant son action en une adduction : il agit donc chez les *Empidinae* en muscle adducteur (n°6) des gonopodes.

La liaison musculaire entre les gonopodes et l'*épandrium* est très puissante, chez les *Empidinae*, grâce à l'importance prise par le muscle correspondant (n°8) . Malgré la disparition du stylus, le muscle n°7 reliant les parois interne et externe de chaque gonopode garde une grande importance chez plusieurs espèces (*Pararhamphomia barbata*, *Pachymeria tessellata*, *Empis nepticula*) bien qu'il soit absent chez *Megacyttarus crassirostris*.

-- Musculature comparée des structures euphalliques.

Nous avons déjà signalé la disparition du muscle transverse (n°4); elle s'accompagne d'une réduction notable de tout l'ensemble musculaire euphallique qui est, en outre, extrémement aisé à interpréter et se détache à la partie inférieure de l'apodème éjaculateur. L'orientation de chacun de ces muscles a suivi celle de l'apodème éjaculateur dont la petitesse est corrélative de la réduction des mouvements relatifs des parties constitutives de l'*hypopygium*.

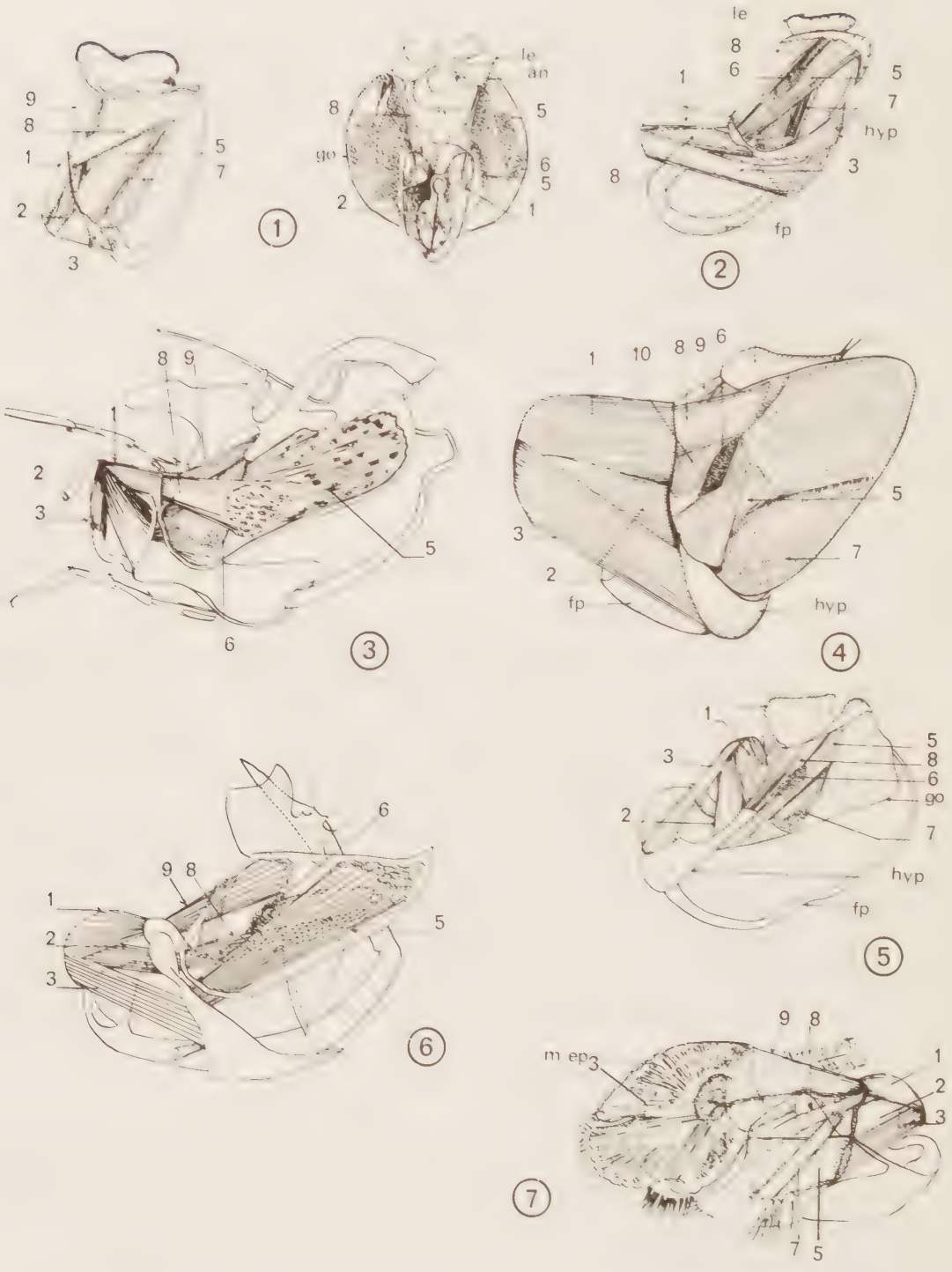
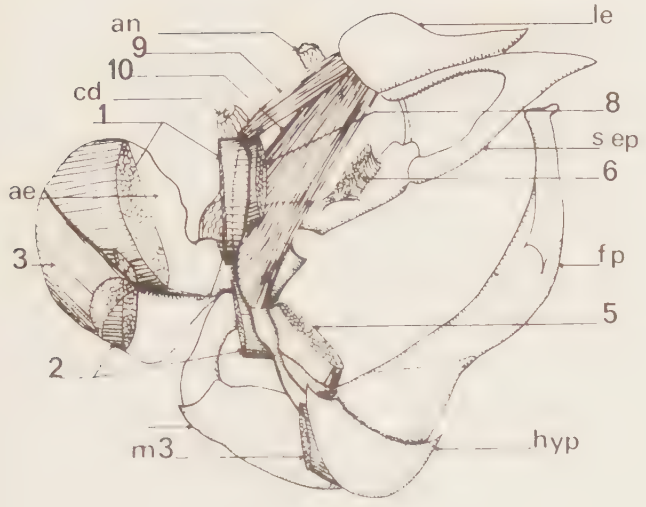


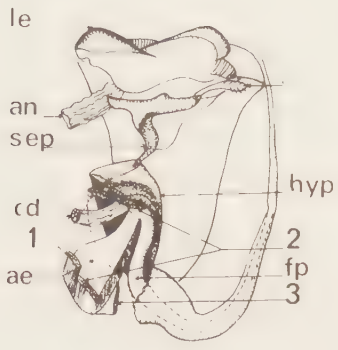
Fig. 20 – Etude comparée de la musculature hypopygiale chez les *Empidina* .

1- [illegible] ; 2- [illegible] ; 3- [illegible] ; 4- [illegible] ; 5- [illegible] ; 6- [illegible] ; 7- [illegible].

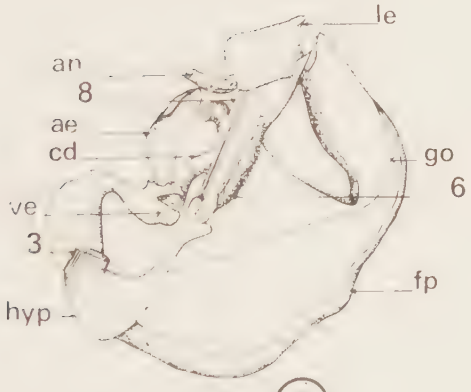
ae : apodème éjaculateur ; an : anus ; cd : canal déférent ; fp : flagellum ; go : gonopode; hyp : hypandrium ; le : lobe externe de l'épandrium ; m ep_1, m ep_2, m ep_3 : muscles propres à l'épandrium ; s ep : sclérite épandriale ; ve : vésica ; 1 à 10 : muscles de l'hypopygium (voir explication dans le texte).



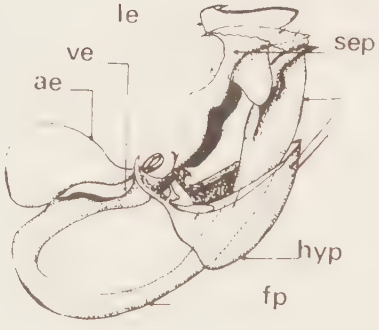
4



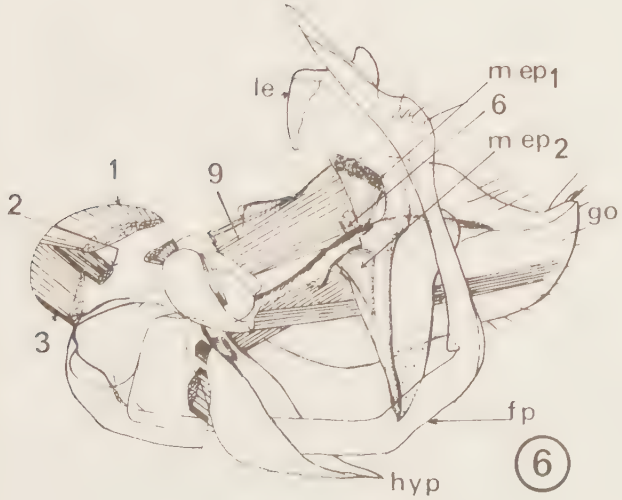
1



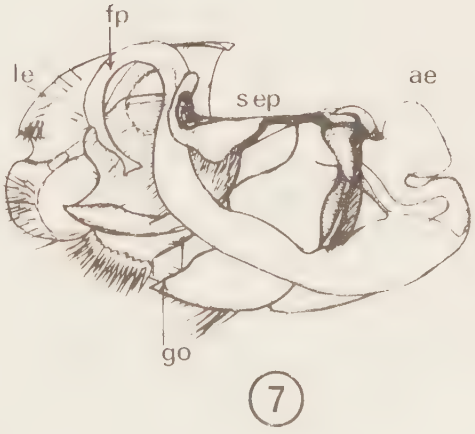
5



2



6



7

Fig. 21 - Dessin anatomique de l'hypopygium des mêmes espèces que dans la figure 20, après résection des muscles superficiels . Les références des figures sont également semblables, c'est pourquoi la figure 21,3 n'existe pas, tous les muscles étant visibles, sans dissection, chez *Megacyttarus crassirostris*.

-- *Le muscle rétracteur du flagellum* (n°1).

Chez toutes les espèces, son point d'application se situe à la jonction de la base de l'*hypandrium* et des bords externes de la *vesica*.

-- *Le muscle médian* (n°2).

Il s'attache,comme chez *Hilara*, dans la région basale de l'*hypandrium* de part et d'autre de la *vesica*. Il est souvent plus grêle que le muscle rétracteur, sauf chez *Megacyttarus crassirostris*.

-- *Le muscle protracteur du flagellum* (n°3).

Il présente une réduction importante chez la plupart des espèces, suivant celle de l'*hypandrium*, mais en rapport avec la morphologie particulière des *genitalia* de chaque espèce. Chez *Pararhamphomia barbata*, *Holoclera tennuirostris*, *Pachymeria tessellata*, son aspect et ses points d'insertion rappellentce qui existe chez *Hilara*, bien que le muscle ne fasse pas un angle aussi ouvert avec le muscle médian. Chez *Kriptempis livida*, la disparition presque complète de l'*hypandrium* et l'incurvation secondaire du *flagellum* rendent impossible le rôle du muscle protracteur ; nous constatons, en effet, sa faible importance et sa migration vers le muscle médian avec lequel il est presque confondu. Chez *Megacyttarus crassirostris* où *l'hypandrium* est encore présent, mais chez qui le *flagellum* a atteint un développement particulier, ce muscle est réduit à quelques fibres insuffisantes pour provoquer le mouvement de protraction du *flagellum*.

-- Musculature de l'épandrium.

Réduite à quelques fibres chez *Hilara*, la musculature propre à l'*épandrium* devient importante chez les *Empidinae*.Par suite de la symétrie bilatérale conservée dans toute la sous-famille, les muscles sont pairs, aussi nous ne parlerons que des muscles situés d'un seul côté du plan sagittal. Deux muscles (n°9 et n°10) relient la partie antérieure de l'*épandrium* à la base de l'*hypandrium*. Ces muscles,très réduits chez *Hilara*, présentent un développement important en particulier chez *Xanthempis stercorea* et surtout chez *Kriptempis livida* (fig.20,7 et 20,6).

Chez la plupart des espèces, l'*épandrium* ne possède pas une musculature propre ; par contre, les espèces appartenant aux genres *Xanthempis* et *Kriptempis livida*, montrent une musculature particulière du lobe médian et externe de l'*épandrium* (fig. 20,7 et 21,6).

Chez *Xanthempis stercorea*, deux paires de muscles supplémentaires apparaissent entre le sclérite de l'*épandrium*, le lobe supérieur d'une part,

le lobe inférieur d'autre part (mp1 et mp2).

Chez *Kriptempis livida*, le sclérite de l'épandrium donne, comme nous l'avons vu, un prolongement au niveau de chaque lobe externe ; cet apodème est enroulé sur lui-même et forme un anneau sur lequel s'insèrent les muscles très puissants (mp3) . Ces muscles rayonnent en trois faisceaux vers la périphérie du lobe épandrial externe alors qu'un quatrième faisceau transversal est dirigé à partir de cet anneau perpendiculairement à la paroi. Cette organisation musculaire,tout à fait originale chez les *Empididae*, montre bien que ces valves font partie de l'*épandrium* et n'ont aucune parenté avec les gonopodes. Elle confirme aussi la place particulière occupée par le genre *Kriptempis* au sein des *Empididae*.

D - ETUDE FONCTIONNELLE.

-- Action comparée des muscles du complexe génital chez les *Empidinae*.

-- Muscles pseudophalliques :

Les gonopodes subissent essentiellement des mouvements de rétraction combinés avec des contractions amenant un aplatissement dorso-ventral , laissant libre l'extrémité du pénis. Ces déplacements s'accompagnent aussi de mouvements d'adduction et d'abduction permettant d'immobiliser l'abdomen de la femelle lors du coït. Ces mouvements sont analogues à ceux des muscles correspondants d'*Hilara*; cependant les variations de l'orientation et de l'anatomie des différentes structures génitales rendent plus délicates les homologies de fonction de chacun des muscles.

Le muscle homologue du rétracteur du stylus de *Hilara* provoque le rapprochement des bords, dorsal et ventral,du gonopode, découvrant ainsi le *flagellum* du pénis chez toutes les espèces où il existe : c'est un contracteur abaisseur des gonopodes (n°7). Chez la plupart des *Empididae*, le muscle rétracteur observé chez *Hilara* devient un protracteur et un abaisseur des gonopodes dont il provoque un déplacement de l'apex vers l'avant (n°5). Chez beaucoup d'espèces, son action protractrice est complétée par la présence d'un muscle hypandrial antérieur, lui aussi protracteur (n°8). Le muscle "protracteur" issu du sclérite de l'*épandrium* est devenu un adducteur des gonopodes particulièrement développé chez *Pachymeria tessellata* et *Xanthempis stercorea* (n°6).

Remarque : Chez tous les *Empidinae*, sauf *Kriptempis livida*, le muscle rétracteur du gonopode possède une insertion très ventrale sur l'*hypandrium* contrairement à ce qui existe chez *Hilara*. Cette particularité nous permet de lui attribuer, en liaison avec l'érection du pénis, un rôle dans les mouvements de l'anse hypandriale.

La différenciation de l'*épandrium* s'accompagne chez toutes les espèces d'une musculature permettant des mouvements propres. Les muscles épandriaux sont au nombre de deux paires chez la plupart des *Empidinae ;* ils sont protracteurs des lobes externes (n°9 et n°10). Leur action est plus déterminante que chez *Hilara* où ils sont réduits à quelques fibres.

Les deux muscles épandriaux particuliers à *Xanthempis stercorea* c'est-à-dire le muscle dorsal, abaisseur et protracteur du lobe externe et le muscle ventral, protracteur du lobe ventral, sont antagonistes, car il se produit un mouvement de bascule des deux lobes distaux de l'*épandrium* autour de l'extrémité du sclérite basal.

Chez *Kriptempis livida,* les mouvements du lobe externe de l'*épandrium* sont plus complexes et la musculature est également plus différenciée au niveau du lobe externe. Les trois faisceaux musculaires,issus du sclérite en spirale et orientés en étoile, provoquent la rétraction du bord correspondant, leur action commune aboutissant en définitive à une contraction de l'ensemble du lobe épandrial mettant en évidence l'extrémité du pénis. Le quatrième faisceau est un adducteur.

-- Action des muscles euphalliques.

La dénomination adoptée pour *Hilara* est applicable chez tous les *Empidinae,* sauf *Megacyttarus crassirostris* et *Kriptempis livida.*

- Chez *Megacyttarus crassirostris,* le muscle érecteur du *flagellum* est presque entièrement atrophié, alors que le muscle médian a pris une plus grande importance et une orientation lui permettant de jouer le même rôle.

- Chez *Kriptempis livida,* les trois paires de muscles euphalliques ont une action très peu importante. De plus, la flexion secondaire du *flagellum* inverse les actions de protraction et de rétraction.

DISCUSSION.

Il apparaît à la suite de cette étude une certaine unité à l'intérieur de la sous-famille des *Empidinae* permettant d'établir les homologies entre les différentes structures décrites.

L'existence des gonopodes ainsi que le maintien d'une symétrie bilatérale confirment les conclusions de BAHRMANN sur le caractère archaïque de cette sous-famille par rapport aux *Hybotinae* et aux *Tachydromiinae*. Toutefois, certaines observations permettent déjà de déceler une tendance évolutive au sein de cette sous-famille (fig. 22, 1). Nous retiendrons :

1° - la disparition des paramères ainsi que du muscle euphallique transverse chez tous les *Empidinae* autres que les *Hilara*;

2° - la réduction progressive de l'hypandrium accompagnée de la disparition de l'*aedeagus* et par conséquent de la *théca*. Cette réduction est maximale dans le genre *Empis* et surtout chez *Kriptempis livida* où elle entraîne une atrophie des gonopodes;

3°- la différenciation progressive de l'*épandrium* en organe d'accouplement se substituant aux gonopodes et aux paramères chez *Empis* et surtout *Kriptempis livida*;

4°- l'apparition d'une musculature propre à l'*épandrium* chez quelques espèces du genre *Empis* : *Xanthempis stercorea* et surtout *Kriptempis livida*.

Ces constatations sont corrélatives au déploiement de l'*hypopygium* chez les espèces des sous-genres de *Rhamphomia* (*Pararhamphomia*, puis *Holoclera*, puis *Megacyttarus*) déploiement qui s'accentue progressivement chez celles des sous-genres de *Empis* (*Pachymeria*, *Xanthempis*) et qui présente sa plus grande spécialisation chez *Kriptempis livida*.

°°°

L'ampleur des variations dues à des torsions et des réductions partielles au sein des *Empidinae*, nous permet de penser que l'*hypopygium* n'est pas fondamentalement différent de son homologue chez les *Dolichopodidae*. La torsion supplémentaire constatée, par exemple, dans le genre *Dolichopus* (fig. 22, 2) consiste en un repli ventral au niveau du huitième segment abdominal ; elle amène l'extrémité du pénis sous l'abdomen et permet l'accouplement au sol chez ces Insectes. Cette torsion mise en évidence chez *Kriptempis livida* aboutit au même résultat : cette espèce s'accouple également au sol.

Les analogies sont évidentes entre les *Dolichopodidae* et les *Empididae*, aussi bien dans les détails anatomiques des structures sclérifiées, dans la musculature, que dans le fonctionnement du complexe. L'*hypandrium*, en position ventrale, contient le *flagellum* du pénis, et, le rectum se termine dorsalement à la base des lobes externes de l'*épandrium* . Le canal déférent se jette dans la *vésica* sur laquelle on reconnaît un apodème éjaculateur et le départ du *flagellum*. Les muscles de l'*hypopygium* de *Dolichopus*, décrits par BAHRMANN ont été comparés par cet auteur à certains éléments de la mus-

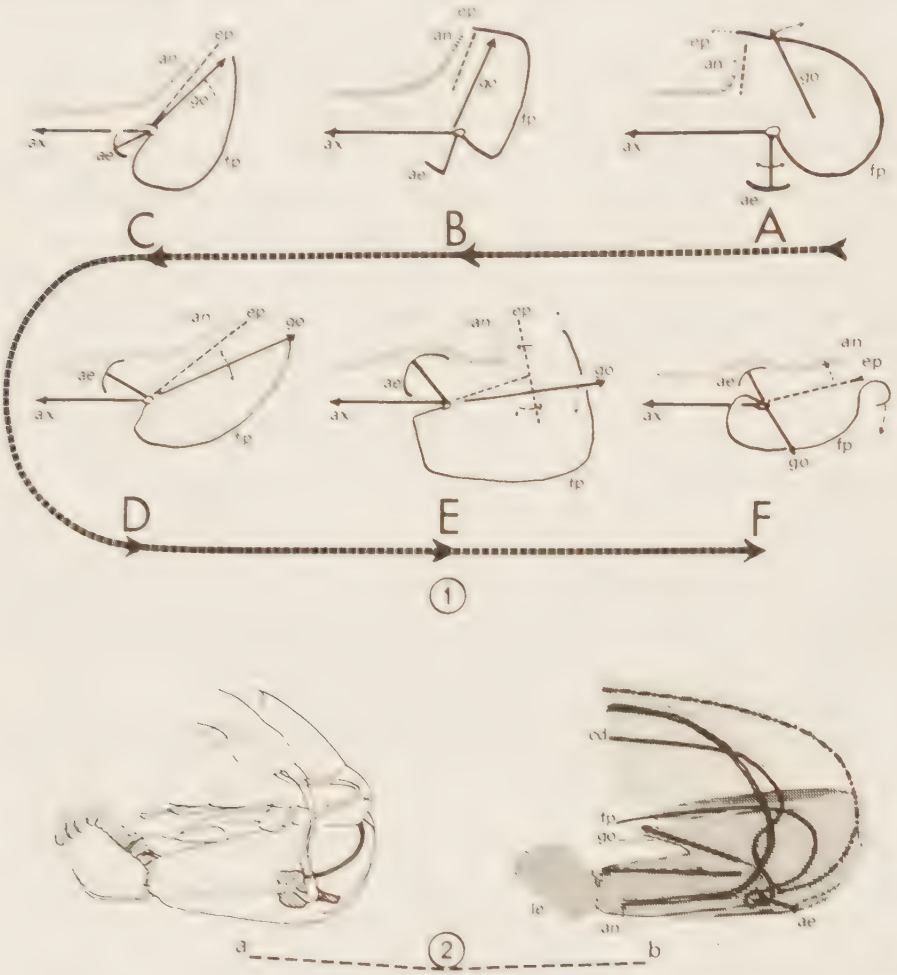


Fig. 22 - (1) Représentation schématique du déploiement de l'*Hypopygium* chez les *Empididae*.
A : *Hilara maura* ;- B: *Pamphamphomia barbata* ;- C: *Holcolera tenuirostris* ;- D: *Pachymeria tessellata* ;- E: *Xanthempis stercorea* ;- F: *Kriptempis livida*.
(2) a : Schéma de la torsion abdominale chez *Dolichopus* sp. (d'après BAHRMANN) ;
b : Interprétation de cette torsion à partir de notre contribution.
ae : *aedeagus* ; an : anus ; ax : axe abdominal ; cd : canal déférent ; ep : épandrium; fp : *flagellum* du pénis ; go : gonopode ; le : lobe externe.

culature de *Pachymeria tessellata* (TREHEN, 1962) : *Unter Bezugnahme auf die darlegungen Trehens könnte eine Homologisierung swischen der Muskulatur der Hypopygien von Empis un Dolichopus allenfalls folgendermazeen werden.*

Muskel 1 bei Dolichopus mit Muskel 1 oder 3 bei Empis - Muskel 2 bei Dolichopus mit muskel 2 bei Empis - Muskel 6 und 7 bei Dolichopus mit Muskels 9 und 10 bei Empis - Nüglich ist auch, den Muskeln 5 bei Dolichopus mit dem Muskel 5 bei Empis in Beziehung zubringen ... ".

Ces homologies de la musculature ne permettent pas, à elles seules, de prouver la parenté entre les deux familles, cependant, les fonctions assurées par ces différents muscles rendent encore plus probable une origine phylogénétique proche. Ainsi, les observations de GRUHL (1924), COLE (1927) démontrent l'action de ces muscles lors de l'éjaculation du liquide séminal évacué dans le *flagellum* du pénis par la compression de la *vésicula* chez les *Dolichopodidae*. Ce mécanisme est du même ordre que celui qui est décrits chez les *Empidinae*.

°°°

La morphologie des *genitalia* accentue la séparation entre les espèces du genre *Hilara* et tous les autres *Empidinae ;* elle montre aussi une certaine tendance évolutive au sein de cette sous-famille, sans que l'on puisse encore reconnaître avec certitude le sens de la plus grande spécialisation. Pour cela, nos constatations doivent être confirmées par d'autres preuves ; on sait déjà, par exemple, que les glandes séricigènes monocellulaires tarsiennes n'existent aussi que chez *Hilara*. Il y a lieu de se demander si des spécialisations ne sont pas développées parallèlement, sur le plan anatomique, éco-éthologique,aussi bien chez les imagos que chez les larves ; dans ce cas, la confrontation des résultats obtenus, dans des domaines de recherche très différents, permettrait sans doute de reconnaître avec plus de précision la manière dont cette sous-famille a évolué.

CHAPITRE III

RECHERCHE DES CARACTÈRES MORPHOLOGIQUES ET ANATOMIQUES PROPRES AUX FORMES LARVAIRES ET NYMPHALES DES DIPTÈRES *EMPIDIDAE* EDAPHIQUES.

Plusieurs raisons nous ont amené à limiter nos recherches aux larves peuplant les substrats meubles du sol. La première tient aux moyens matériels extrêmement différents nécessaires en hydrobiologie et en limnologie , ainsi qu'en biologie du sol, aussi bien dans l'extraction de la faune que dans l'analyse des facteurs du milieu. La deuxième tient à la faiblesse de nos connaissances des formes terrestres tant du point de vue taxonomique que du point de vue écologique.

Le choix des " biotopes " et les méthodes d'extraction utilisées (voir annexe) nous conduisent à qualifier d'édaphique la faune recueillie . Cependant, la variabilité spatiale et saisonnière des conditions physicochimiques rencontrées et plus particulièrement la connaissance précise des états hydriques du sol nous ont amené à séparer la faune édaphique vivant dans l'atmosphère saturée d'eau des pores (geoatmobiontes) de celle vivant et respirant dans l'eau saturant ces pores (geohydrobiontes),(RAPOPORT et TCHAPECK, 1967). Certains des groupes taxonomiques peuplant ce milieu sont en pleine évolution ; il en est ainsi des larves de Diptères en général, et des *Empididae* en particulier.

Notre but, dans ce chapitre, est de décrire quelques dispositifs morphologiques des larves vivant dans cet écotone, à la limite entre le milieu terrestre au sens strict, et le milieu aquatique, de pleine eau,. Les adaptations liées au régime alimentaire et les modifications subies par l'appareil respiratoire sont particulièrement significatives et présentent un grand intérêt, car elles sont en liaison avec deux fonctions essentielles.

Nos descriptions sont en totalité originales, et concernent des espèces extraites d'échantillons traités par une méthode de lavage (TREHEN , 1969) ou par la méthode de TULLGREN (1917) . La plupart des espèces appartien-

nent aux *Empidinae*, seule l'espèce *Phyllodromia melanocephala* est un *Hemerodromiinae*. Beaucoup d'autres types larvaires recueillis et placés en élevage n'ont pu nous fournir des adultes, sans doute parce qu'ils réclament des conditions de vie particulières, différentes de celles de toutes les autres espèces élevées. Parmi celles-ci, il est permis de placer les larves de *Tachydromiinae*, d'*Hybotinae*, et d'*Ocydromiinae* encore très peu, ou même pour certaines, totalement inconnues.

Nous n'avons obtenu qu'un seul exemplaire femelle de *Tachydromiinae*, ce qui se révèle très insuffisant pour apporter des précisions sur les formes larvaires de cette importante sous-famille. Nous n'en aborderons pas ici l'étude.

Espèces étudiées : *Hilara nigrina, Hilara interstincta, Hilara chorica, Hilara thoracica* etc... *Pararhamphomia barbata, Megacyttarus crassirostris, Empis nigripes, Empis nuntia, Empis praevia, Xanthempis trigamma, Xanthempis stercorea, Kriptempis livida, Phyllodromia melanocephala.*

I - CARACTERISATION MORPHOLOGIQUE DES LARVES.

A - CARACTERES GENERAUX DES FORMES LARVAIRES.

Ces larves possèdent,en commun, un certain nombre de caractères , elles sont apodes, fusiformes, effilées à l'avant, épaissies à leur extrémité postérieure. Elles montrent 12 segments distincts.

Le segment céphalique, partiellement invaginé dans le thorax, se termine, en avant, par l'orifice buccal et porte latéralement les antennes. Il est dépourvu de taches oculaires. Les trois segments thoraciques possèdent latéroventralement une paire de soies parfois peu visibles, homologues selon VAILLANT (1951) des pattes vestigiales. Les sept segments abdominaux sont ornés ventralement d'un bourrelet locomoteur constitué de deux régions symétriques. Enfin, le segment terminal postérieur porte,ventralement,l'orifice anal, en forme de fente longitudinale, fermée par deux valves ornées de papilles, et, dorsalement, deux stigmates.Le disque externe de chacun de ces stigmates, d'importance relative variable, communique avec une chambre stigmatique plus ou moins complexe.

Chez toutes les espèces obtenues en élevage, une expansion impaire, plus ou moins importante, prolonge le segment anal, ventralement aux deux stigmates, c'est " l'expansion terminale" . Elle existe, plus ou moins développée, et sous des formes diverses, chez toutes les larves connues, sauf les larves aquatiques d'*Hemerodromiinae*.

B - CARACTERES DIFFERENTIELS.

Après de nombreuses années de recherche, VAILLANT (1967) déclare à propos des espèces du genre *Wiedemannia (Hemerodromiinae), Empididae* ,certainement les mieux connus par leurs formes larvaires : " *il est illusoire de vouloir les identifier : en effet, au cours de ces dernières années, j'ai réussi,à l'aide d'élevages, à déterminer les larves de plusieurs espèces de* Wiedemannia, *mais je n'ai pu découvrir aucun caractère taxinomique permettant de les séparer, toutes répondent à la description que j'ai donnée en 1951 de la larve de* Wiedemannia ouedorum ". Ceci tient au petit nombre des détails externes facilement discernables sur le vivant, ainsi qu'au peu de structures sclérifiées existantes et à l'absence de chétotaxie.

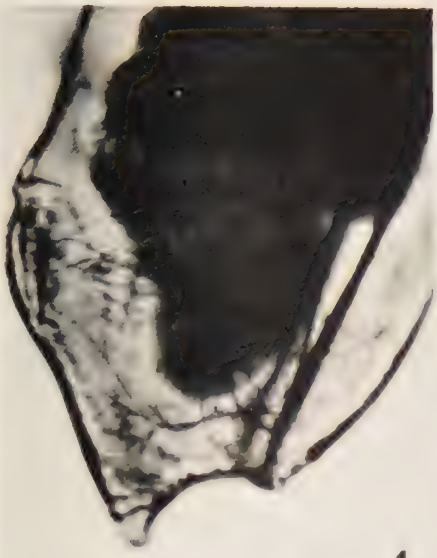
Les conclusions de l'auteur sont valables pour les *Hemerodromiinae* dont une trentaine d'espèces sont décrites à l'état imaginal ; elles sont à plus forte raison applicables aux *Empidinae* qui en comptent plus de 150. Cependant, si dans la plupart des cas, il n'est pas possible d'atteindre l'espèce, certaines différences morphologiques, anatomiques ou bio-écologiques,

Planche I

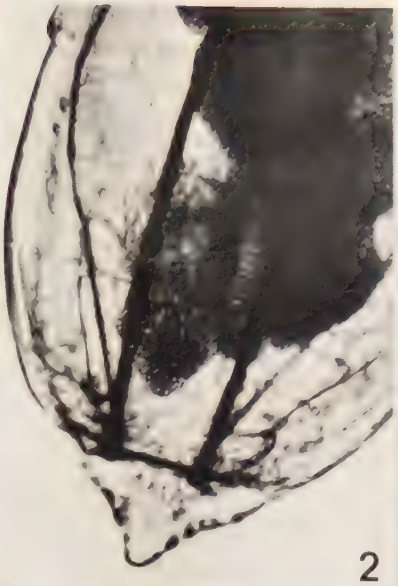
Hilara nigrina. 1 : segment post-abdominal, vue latérale.- 2 : segment post-abdominal, vue dorsal.- 3 : stigmate post-abdominal et soies en palette.- 4 : valves anales.- 5 : vue latérale de l'extrémité antérieure.

Kriptempis livida. 6 : vue générale.- 7 : région buccale, vue de face.

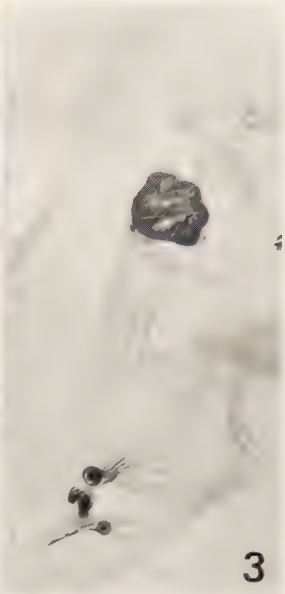
Phyllodromia melanocephala. 8 : vue dorsale du segment céphalique.- 9 : segment post-abdominal.



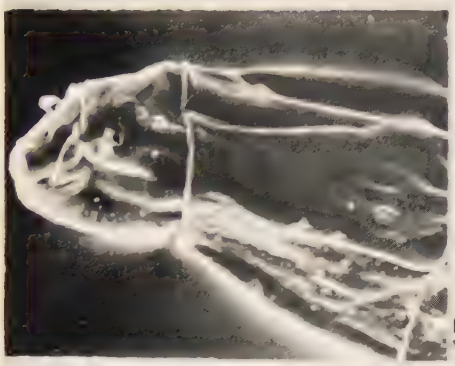
1



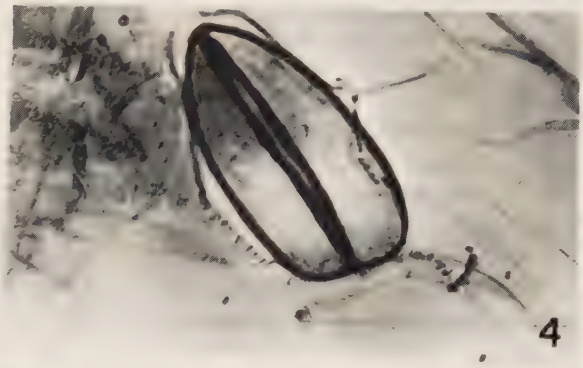
2



3



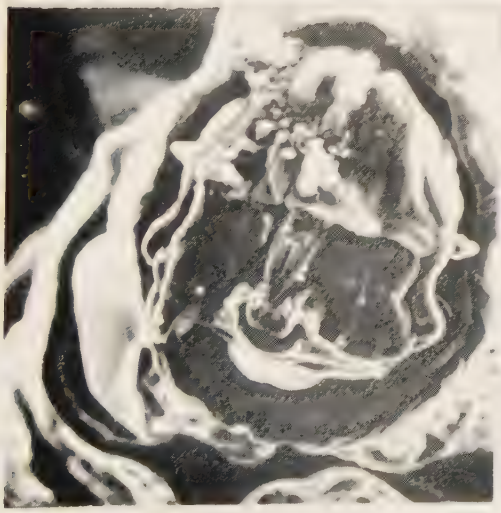
5



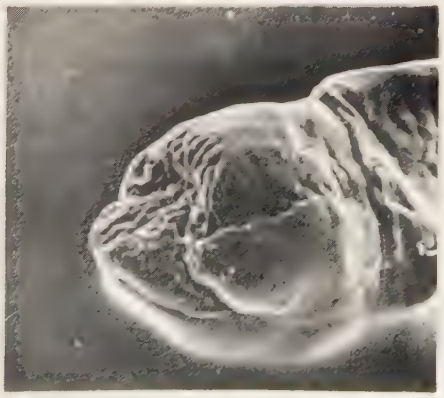
4

6

8



7



9

sont suffisantes pour reconnaître des groupes taxonomiques ou taxons à un niveau plus élevé.

Trois types morphologiques sont discernables chez les larves édaphiques obtenues. Le premier est exclusif du genre *Hilara*, le deuxième correspond à tous les autres *Empidinae* (G. *Rhamphomia* et *Empis* sensu lato), le troisième type larvaire, représenté par la larve de *Phyllodromia melanocephala*, diffère des *Empidinae* connus mais aussi des types larvaires aquatiques décrits chez les autres *Hemerodromiinae*.

Premier type larvaire :

Toutes les larves d'*Hilara* sont très nettement caractérisées au dernier stade par la forme de leur dernier segment abdominal, dont l'expansion terminale impaire forme un éperon de forme pyramidale. Cet éperon présente une face supérieure triangulaire, aplatie, ornée latéralement de deux paires de soies en palette richement ramifiées distalement (fig.23,1) ; son extrémité porte, en outre, deux pores sensoriels et sa face inférieure bombée épouse à sa base l'arrondi du dernier segment abdominal (Pl. I, 1,2).

La contraction des muscles segmentaires sous-hypodermiques applique la face supérieure de l'éperon contre les disques stigmatiques. Ce mouvement est observable sur des larves plongées dans l'eau pendant les deux ou trois premières heures de l'immersion. Si on a soin de les anesthésier préalablement en les plaçant à sec dans une boite de Pétri contenant un coton hydrophile imbibé de chloroforme, les troncs trachéens principaux sont noyés rapidement et la larve meurt, après une vingtaine de minutes d'immersion, par faute du fonctionnement des muscles sous-hypodermiques. Face ventrale, l'orifice anal se présente comme une fente longitudinale inscrite dans une surface ovalaire qu'elle divise longitudinalement (Pl. I,4) en deux parties symétriques que l'on peut homologuer à deux valves anales. Tout autour, de nombreuses papilles tégumentaires sont alignées régulièrement sur un ou plusieurs rangs, et présentent tout comme les valves des caractères spécifiques.

Le tégument n'offre aucune ornementation particulière, en plus des bourrelets locomoteurs ventraux présents sur chacun des segments abdominaux.

Deuxième type larvaire : (fig.23,2).

Les larves de tous les autres *Empidinae* bien que présentant quelques caractères particuliers à un genre, voire à une espèce, se rapportent à un même type morphologique . Leur forme générale, plus trapue et surtout leur segment anal globuleux les distinguent immédiatement de celles du premier type.

L'expansion terminale de ce segment anal est relativement plus petite que l'éperon de *Hilara*, et tend même à disparaître chez certaines espèces, telles *Empis praevia*, *Kriptempis livida* (Pl. I, 6). Elle est lobulaire, arrondie, ornée d'une paire de soies bifurquées chez *Megacyttarus crassirostris*, simples chez *Xanthempis stersores* ; ces soies sont absentes chez d'autres espèces : *Kriptempis livida*, *Empis praevia*, *Empis nigripes*. La réduction de l'expansion rend impossible son repli sur les disques stigmatiques postérieurs . Cette particularité est importante dans l'interprétation des adaptations du système respiratoire de ces espèces.

La structure même des disques stigmatiques et leur ornementation présentent une valeur taxinomique certaine. Cependant, très souvent, ces disques ne peuvent être examinés avec précision que sur des individus morts et fixés, ou sur des exuvies.

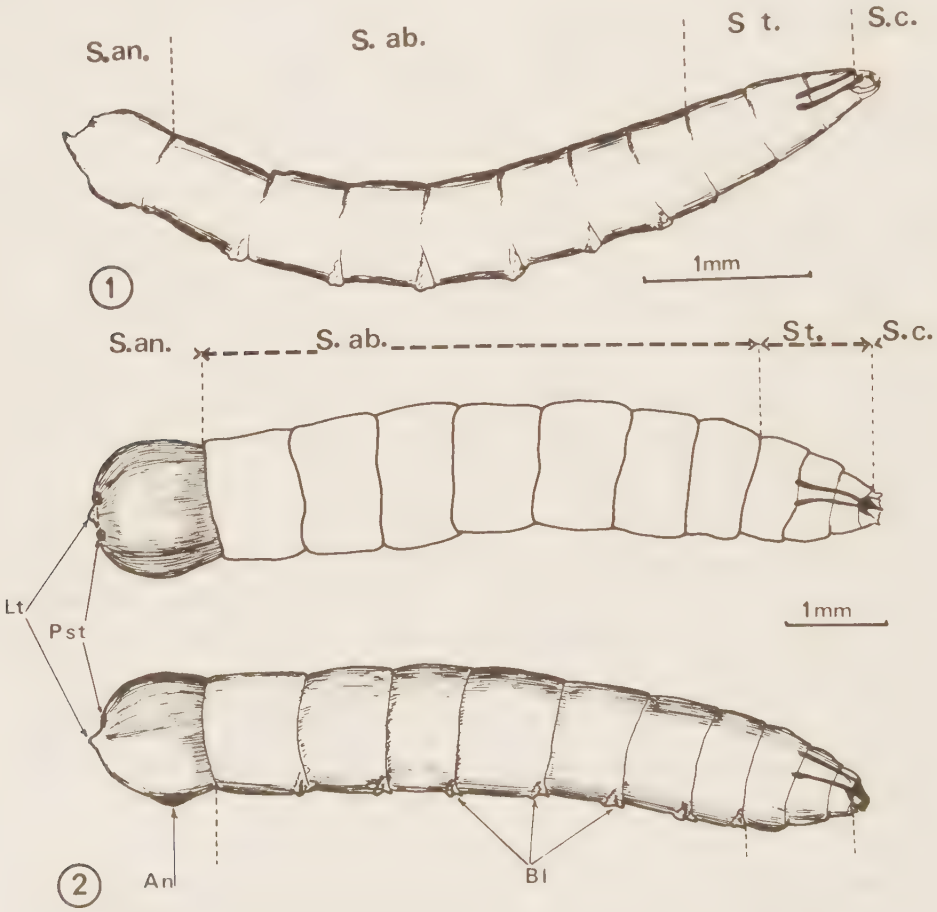


Fig. 23 - (1) *Hilara nigrina* : morphologie externe de la larve, vue latérale.
(2) *Megacyttarus crassirostris* : morphologie externe de la larve.
An : anus ; Bl : bourrelet locomoteur ; Lt : expansion terminale ; Pst: stigmate post-abdominal ; S.ab : segments abdominaux ; S.an : segment anal = segment post-abdominal ; S.c : segment céphalique ; St : segment thoracique.

L'ornementation tégumentaire est souvent propre à une espèce, en particulier celle du dernier segment abdominal : chez *Megacyttarus crassirostris* ce sont des stries longitudinales très fines et parallèles ; chez *Xanthempis stercorea* et *Xanthempis lutea*, des sillons plus marqués disposés longitudinalement, sinueux et anastomosés ; chez *Kriptempis livida*, le tégument est mammeloné sur toute la surface du segment anal, alors que chez *Empis nigripes*, il est mameloné sur la partie médiodistale du segment et orné de sillons anastomosés dans sa partie proximale. Beaucoup d'autres espèces telles *Xanthempis trigamma*, ne présentent pas d'ornementation fine ; mais chez la plupart, des sillons plus importants longitudinaux marquent les zones où le tégument externe subit l'action des muscles lors des contractions qui accompagnent la progression de la larve dans le substrat.

Troisième type larvaire : (fig.24).

La forme générale des larves de *Phyllodromia melanocephala* ne s'écarte pas sensiblement de celle de toutes les larves édaphiques ; toutefois, la région céphalothoracique présente certaines caractéristiques différentes se traduisant,entre autres,par une extrémité antérieure plus fine. Au niveau du dernier segment abdominal, la disposition des parties généralement visibles reste la même à ceci près que :

-- l'expansion terminale est très large à sa base et arrondie à son extrémité . Sa face supérieure ornée de tubercules caractéristiques, est dépourvue de soies (fig. 24, 3) (Pl. I, 9),

-- les deux stigmates sont très latéraux et pédonculés. Ils sont localisés juste au-dessus de la base de l'expansion terminale, de telle façon qu'une contraction peu importante les applique contre la face supérieure et les soustrait à l'action du milieu extérieur et, en particulier, de l'eau,

-- la région péri-anale dessine un contour caractéristique et facilement reconnaissable chez cette espèce. En outre, l'ornementation tégumentaire est absente sauf au niveau des bourrelets locomoteurs abdominaux (fig.24,2).

Les détails morphologiques cités peuvent sembler à peine suffisants pour justifier la distinction d'un troisième type larvaire. Un argument systématique complété par des remarques d'ordre écologique vient opportunément s'y adjoindre. Ce type est réalisé uniquement chez *Phyllodromia melanocephala*, seule espèce édaphique actuellement connue chez les *Hemerodromiinae*. Toutes les autres espèces de cette famille présentent, par contre, des adaptations multiples à la vie rhéophile : pseudopodes armés sur les segments abdominaux, appareil respiratoire modifié (VAILLANT, 1967).

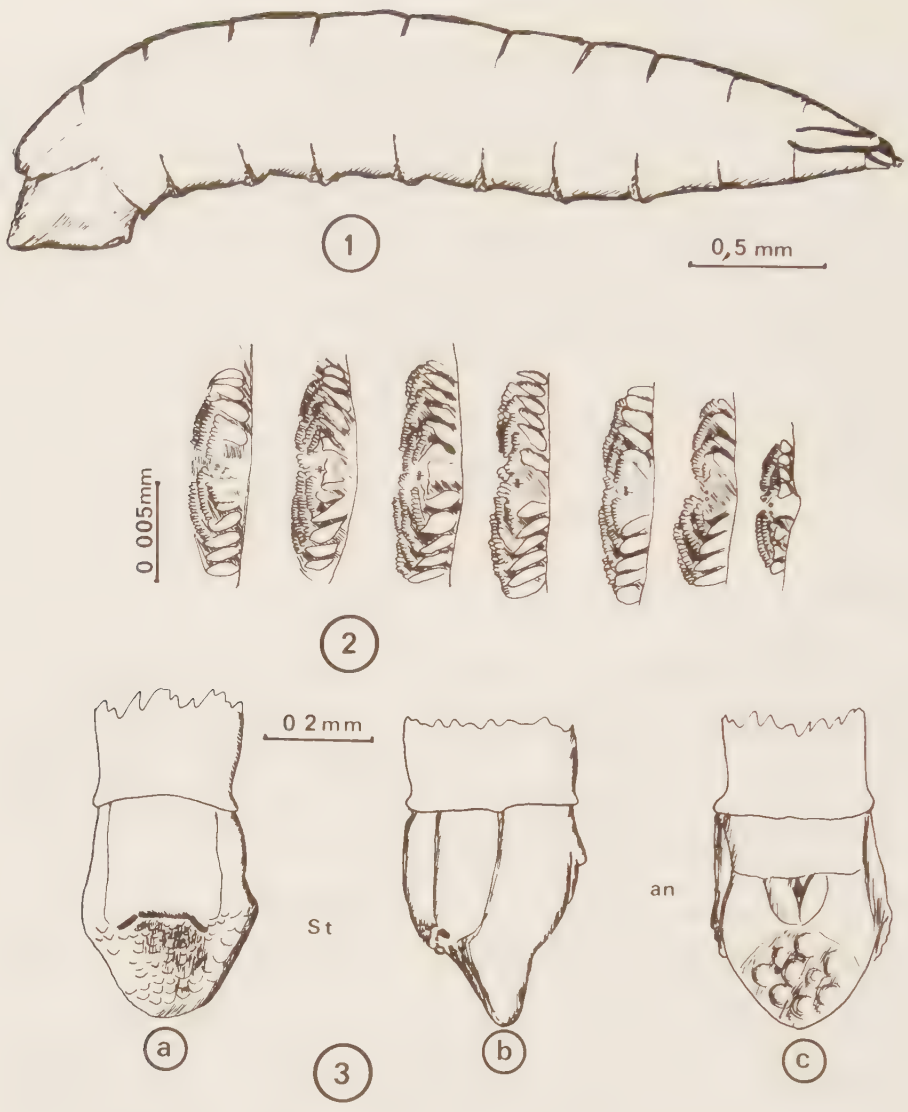


Fig. 24 - *Phyllodromia melanocephala* : morphologie externe de la larve. 1-vue latérale ; 2- bourrelets locomoteurs ; 3- étude du segment post-abdominal. an : anus ; st : stigmates post-abdominaux.

II - LE COMPLEXE CEPHALIQUE DES LARVES.

La région céphalique subit, comme nous l'avons déjà exposé, une réduction importante et une migration progressive à l'intérieur du thorax , depuis les Nématocères les plus primitifs jusqu'aux Diptères supérieurs. Dans cette lignée évolutive étudiée depuis plusieurs années, les *Empididae* et les *Dolichopodidae* occupent une place bien nette.

L'intérêt de notre étude, en conséquence, ne se situe pas à ce niveau, mais il tient dans une analyse plus précise des rapports entre espèces appartenant aux *Empidinae* . Le complexe buccal peut fournir également des renseignements plus précis sur la parenté des différents genres et permettre d'acquérir des données entièrement nouvelles sur leurs exigences alimentaires et donc sur le niveau trophique qu'ils occupent.

La nomenclature adoptée est sujette à discussion ; en effet, seule l'organogenèse permet de définir exactement l'origine des composants du complexe céphalique, c'est pourquoi le problème a été résolu chez les Cyclorrhaphes (SCHOELLER,1964) . Chez les Brachycères Orthorrhaphes, les difficultés accompagnant la mise au point d'élevages n'ont pas permis jusqu'à maintenant de réaliser des travaux d'embryologie du même ordre ; ce qui explique le grand nombre de termes utilisés chez les différentes familles (tableau 7).

Termes utilisés	VAILLANT (1952) *(Hemerodromiinae)*	TSACAS (1962) (Rhagionides)	SCHREMMER (1951) (Rhagionides, Stratiomiides)	BISCHOFF (1924) (Rhagionides, *Hemerodromiinae*)
Labre	Labre	Labre	Labrum	Labrum
Clypeus	... .	Clypeus	Clypeus	.....
Phragme paraclypéal	Baguette métacéphalique	Phragme paraclypéal	Paraclypeal phragma	Vertical platte
Baguette métacéphalique	Projection latérale superficielle	Plaque dorsale (en partie)	.....	Metacephal Stab
Projection latérale superficielle	Projection antérieure	.....	.....	.....
.....	.....	.....	.....	.....
.....	Baguettes tentorielles	Champ d'épines	.....	Borsten feld
Baguettes tentorielles	Crochet dorsal de la mandibule	Tentorium	Tentorium	Tentorialstab
Crochet dorsal de la mandibule	Crochet ventral de la mandibule	Crochet mandibulaire	Mandibel, Distalgied	Mandibel
Crochet ventral de la mandibule	Rotule	Article basal de la mandibule	Basalglied	Mandibel
Rotule	Pièce en U			
Pièce en U	Pièce articulaire			Cardo
Pièce articulaire	Cardo de la maxille	... ..	.....	Maxillarlade (*Leptis* sp.)
Cardo de la maxille	Stipe : digitation céphalique	Galea	Galea	Maxillartaster (*Hemerodromia praecatoria*)
Galea	Palette de la maxille	Lacinia	Lacinia	Maxillarlade (*Hemerodromia*)
Lacinia	Palpe maxillaire	Palpe maxillaire	Maxillartaster	Maxillartaster (*Leptis* sp.)
Palpe maxillaire	Antenne	Antenne	Fühler	Fühler
Antenne	Labium	Labium	Labium	Labium
Labium	.....	Palpes labiaux	.....	.....
?	Pièce en V ou hypopharynx	Sclérites labiaux	... .	.
Sclérites labiaux	Hypopharynx	Hypopharynx	Hypopharynx	.
Hypopharynx		Cibarium-pharynx	... .	Pharynx
Cibarium-pharynx				

Tabl. 7 : Nomenclature utilisée par différents auteurs sur quelques Diptères Cyclorrhaphes. (Les termes choisis dans nos descriptions, tiennent compte en priorité des travaux de VAILLANT (1952) et TSACAS (1962).

A - MORPHOLOGIE EXTERNE.

Le segment céphalique comprend, à l'extrémité antérieure de la larve, un mufle, fait de quatre replis tégumentaires, protégeant les pièces vulnérantes, les palpes et les antennes, et permettant ainsi les déplacements des larves de tous les *Empididae*. Ces bourrelets sont, par exemple, bien visibles sur les larves de *Hilara, de Megacyttarus crassirostris*, de *Xanthempis stercorea*, de *Kriptempis livida ;* ils n'existent pas sur celles de *Phyllodromia cephala*.

Chez *Kriptempis livida*, le labre fait saillie, recouvert à sa base par le bourrelet tégumentaire dorsal qui se prolonge latéralement pour former la gaine dans laquelle se rétracte chacun des deux palpes maxillaires. Ces derniers, extensibles, sont protégés à l'extérieur par un bourrelet vertical formant la lèvre latérale au mufle (fig. 25, 1,2,3). Le labium, impair, ventral, est orné de plusieurs épines bien sclérifiées. Parfois il est entièrement recouvert par le bourrelet ventral, parfois il fait saillie en dehors de celui-ci.

En plus des organes cités et qui ont leur homologue dans l'appareil buccal de toutes les larves d'Insectes, plusieurs excroissances supplémentaires jouent certainement un rôle sensoriel important. Parmi elles, une papille impaire, médio-dorsale, est placée sagittalement au-dessus de la lèvre supérieure protégeant le labre. Cette papille reçoit de nombreuses terminaisons sensorielles que l'injection de bleu de méthylène permet de mettre en évidence.

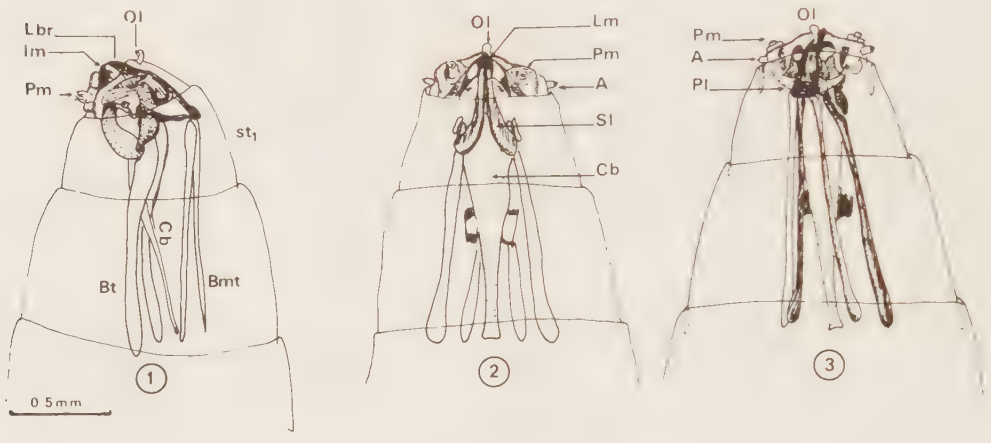


Fig. 25 - *Kriptempis livida.*

Morphologie externe de la région céphalique, y sont figurées les structures sclérifiées visibles par transparence. (1) vue latérale ; (2) vue ventrale ; (3) vue dorsale.

A : antenne ; Bt : baguette tentorielle ; Bmt : baguette métacéphalique ; Cb : cibarium pharynx ; Lbr: labre ; Lm : labium ; Ol : organe sensoriel latéral ; Pl : projection latérale ; Pm : palpe maxillaire ; Sl : sclérite labial ; St1 : segment thoracique 1 .

Le labre, le labium, les palpes maxillaires sont soutenus par un complexe sclérifié visible par transparence, sur lequel s'attachent aussi les muscles moteurs. Il comprend, la capsule céphalique, le complexe maxillo-mandibulaire, le complexe labial ainsi que l'ensemble cibarium-pharynx.

B - ANATOMIE INTERNE.

- Capsule céphalique (fig. 26,7).

La capsule céphalique n'existe pas au sens où on l'entend chez les larves eucéphales de *Tipulidae*, ou même de *Stratiomiidae*. Cependant," la capsule céphalique centrale" présente, chez les Empidides et les Dolichopodides, de même que chez les Rhagionides (TSACAS), une très grande importance car elle supporte toutes les autres structures du complexe. Le labre qui la termine à la partie antérieure fait saillie sous forme d'une dent. En arrière de ce labre, la capsule est limitée sur la face dorsale et sur les deux faces

latérales par une paroi sclérifiée, lui donnant l'allure d'une pyramide couchée, au sommet dirigé vers l'avant. Sa paroi dorsale est percée d'un orifice au travers duquel passe la papille sensorielle supralabrale, visible sur le vivant. A son extrémité postérieure, cette face dorsale s'articule aux baguettes métacéphaliques ", par ailleurs étroitement accolées contre la face ventrale du repli tégumentaire caractéristique des Diptères supérieurs ou "Frontal Sac" de HENNIG (1948) . Ceci montre bien que les baguette métacéphaliques (metacephalstab) sont homologues de la partie postérieure fronto-clypéale de la capsule céphalique des larves de Diptères Nématocères (fig. 26, 1,2).

Les parois latérales de la capsule sont verticales et s'évasent aussi vers l'arrière, ce sont les homologues des phragmes para clypeaux beaucoup plus complexes chez les Rhagionides . Ils s'articulent à leur extrémité postéro-ventrale avec les baguettes sensorielles, homologues de la paroi latérale de la capsule céphalique chez les larves eucéphales. L'importance de ces baguettes est très grande, aussi bien comme support rigide pour les muscles du complexe mandibulaire que comme base d'articulation pour les autres composants sclérifiés de ce même complexe.

De part et d'autre de cette capsule centrale, se détache horizontalement, à son extrémité postéro-dorsale, une expansion falciforme. Ce sont les projections superficielles latérales. Elles soutiennent d'une part, le complexe maxillo-mandibulaire et d'autre part, les antennes dont elles sont rendues solidaires par un sclérite très petit, recourbé sur lui-même (fig. 26, 1).

- Complexe maxillo-mandibulaire.

Les structures que nous désignons par ce vocable sont, d'une part l'appareil vulnérant dorsal et les sclérites articulaires qui en dépendent ; d'autre part, les palpes maxillaires et les papilles de la cavité buccale. L'appareil vulnérant maxillo-mandibulaire des *Empidinae* se compose d'un "crochet mandibulaire" dorsal très développé, placé de chaque côté de la capsule centrale (fig.26, 4,6). Son extrémité antérieure est libre alors que la postérieure se glisse sous la projection superficielle latérale. Il est recourbé ventralement et s'articule aux deux autres pièces disposées en triangle : la plus antérieure lui est reliée dans sa partie médio-ventrale et présente à son point d'attache une ou plusieurs dents suivant les espèces : c'est le crochet mandibulaire ventral . La plus postérieure des deux pièces rend solidaire les extrémités proximales des deux crochets mandibulaires, dorsal et ventral, ce sclérite postérieur est homologue de la pièce en U des *Hemerodromiinae*.

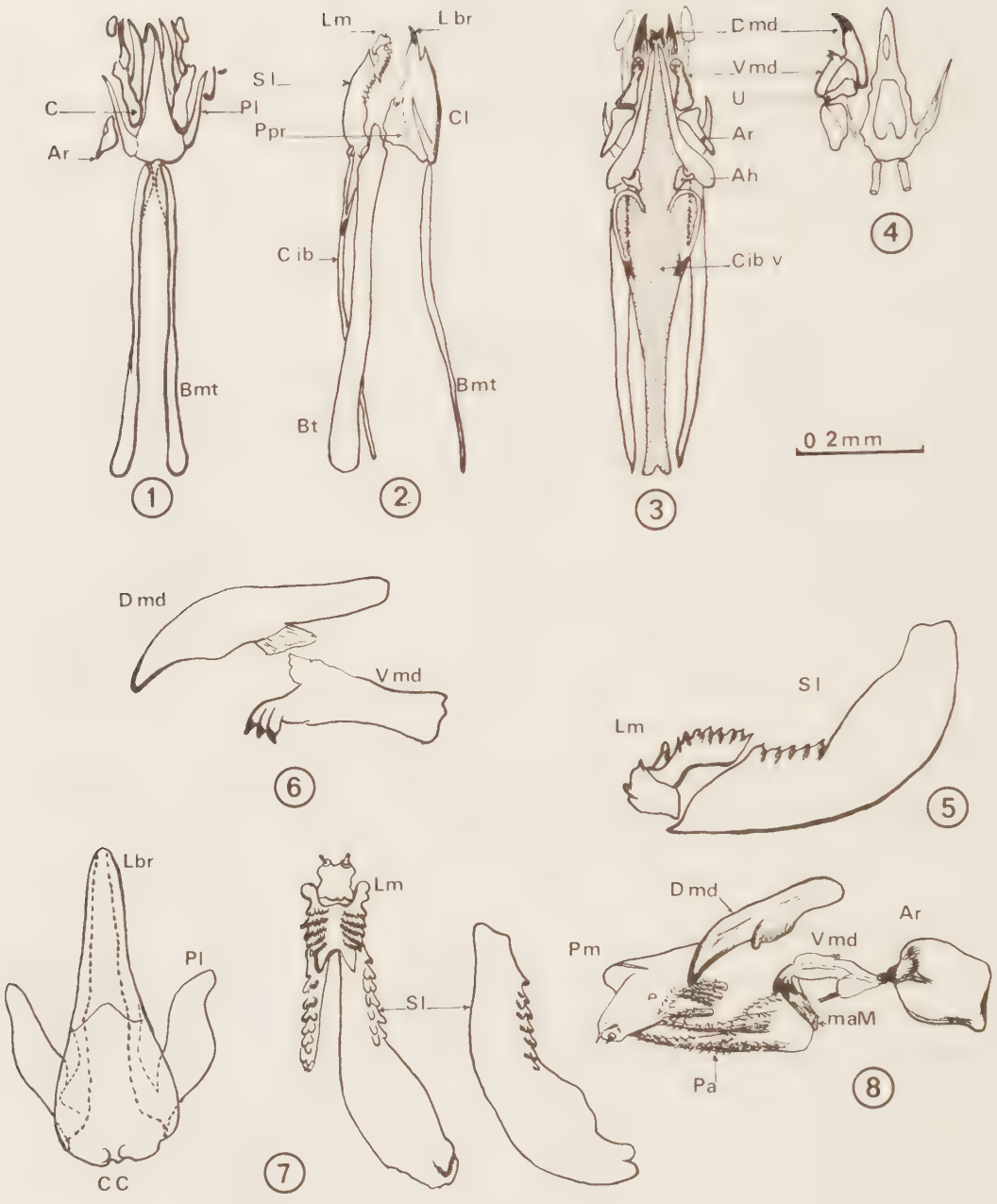


Fig. 26 - Différents éléments composant le squelette céphalique chez les *Empidinae*.

Pararhamphomia barbata : (1) vue dorsale ; (2) vue latérale ; (3) vue ventrale ; (4) vue ventrale, le complexe mandibulaire écarté après résection du labium ; (5) complexe labial ; (6) crochets mandibulaires.

Megacyttarus crassirostris : (7) capsule céphalique centrale et sclérites labiaux ; (8) complexe mandibulaire et papilles buccales.

Ah : articulation de l'hypopharynx sur les sclérites labiaux ; Ar : pièce articulaire ; Bmt : baguette métacéphalique ; Bt : baguette tentorielle ; C : cardo de la maxille ; CC : capsule céphalique ; Cib : cibarium pharynx (v : paroi ventrale) ; Cl : clypeus ; Dmd : mandibule dorsale ; Lbr : labre ; Lm : labium ; maM : muscle abaisseur mandibulaire; Pa : papilles buccales ; Pl : projection latérale ; Pm : palpe maxillaire ; Ppr : phragme paraclypéal ; Sl: sclérite labial ; U : pièce en U ; Vmd : crochet mandibulaire ventral .

Les trois éléments décrits ci-dessus forment un ensemble rigide, articulé sur un quatrième sclérite, de telle manière que le crochet dorsal puisse effectuer des mouvements de protraction et de rétraction. Le condyle d'articulation est situé à l'extrémité postéro-ventrale de la "pièce en U" , et le quatrième sclérite sur lequel repose tout cet ensemble est la pièce articulaire. Cette dernière, foliacée, est comprimée latéralement et disposée contre le phragme parachypéal . L'axe de rotation déterminé par la forme de son condyle articulaire est transversal ; il permet donc bien les mouvements verticaux et antéro-postérieurs des deux crochets mandibulaires solidaires.

L'examen permet de constater la présence d'un autre sclérite superficiel, doublant à sa base le crochet mandibulaire dorsal. C'est le cardo de la maxille. Il se prolonge vers l'avant et soutient la région du palpe maxillaire. L'homologie de ce sclérite avec le cardo de la maxille est rendue possible par analogie avec les Rhagionides (TSACAS,1961) chez lesquels on distingue, en outre, des structures sensorielles homologues, selon l'auteur, de la *galea* et de la *lacinia*, mais qui n'existent probablement pas chez les *Empidinae*.

- Complexe labial .

Il comprend le labium proprement dit, soutenu par deux sclérites lui assurant une mobilité grâce à une articulation, sur la région ventrale, des baguettes tentorielles (fig. 26,6).

Le labium proprement dit est constitué d'une partie basale étroite, portant une ornementation en chevrons et d'une partie distale élargie, munie d'épines en crochet.C'est un organe particulier propre aux larves d'Empididés et capable de mouvements verticaux suffisamment amples pour agir, en relation avec le labre et les crochets mandibulaires, comme une mâchoire actionnée par des muscles puissants.

- Cavité buccale et pharyngienne.

La cavité buccale est fermée par les quatre lèvres décrites du mufle. Sa paroi latérale est hérissée de nombreuses excroissances de nature sensorielle, ou jouant le rôle de filtre pour les substances liquides ingérées. Ces excroissances sont filamenteuses et forment un chevelu caractéristique chez les larves de *Hilara*, alors qu'elles se présentent comme des cônes hérissés de papilles chez tous les autres *Empidinae* que nous avons pu examiner. Leur disposition est strictement semblable chez *Megacyttarus crassirostris*, *Xanthempis stercorea* et *Xanthempis livida*. De plus, deux cônes sont

disposés longitudinalement à la partie inférieure, et sont surmontés de nombreuses papilles plus courtes également dirigées vers l'orifice buccal (fig. 26,8). Les deux crochets mandibulaires n'envahissent la cavité qu'en position de protraction. La paroi dorsale de la cavité buccale est constituée par une mince membrane chitineuse reliant les bords inférieurs de la capsule centrale céphalique. La paroi ventrale est étendue entre les deux sclérites labiaux , et percée médianement par le salivarium au niveau duquel débouche le canal salivaire.

Les deux parois, dorsale et ventrale, de la cavité buccale se prolongent vers l'arrière jusqu'au niveau de l'oesophage ; elles constituent l'ensemble "cibarium-pharynx" . Une coupe transversale à différents niveaux montre qu'il s'agit d'un tube aplati dorso-ventralement et concave à sa partie supérieure (fig. 27, 1 à 6) (Pl. II, 3,4,5); ses parois latérales souples et

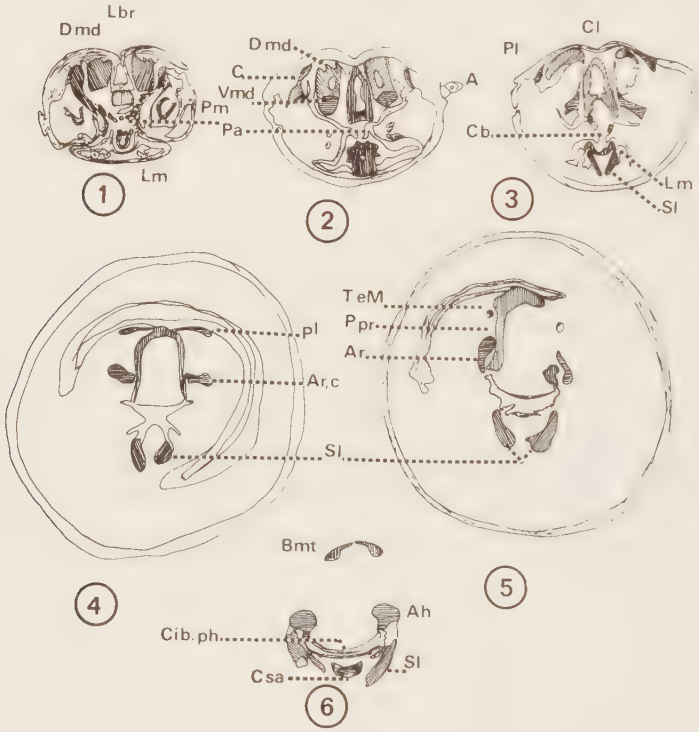


Fig. 27 - Anatomie microscopique de la larve de *Pararhamphomia barbata*. Coupes transversales à différents niveaux de plus en plus postérieurs, depuis l'ouverture buccale (1) jusqu'à l'articulation des sclérites labiaux (6).

A : antenne ; Ah : articulation du cibarium sur le sclérite labial ; Ar : pièce articulaire ; Ar c : condyle de la pièce articulaire ; Bmt : baguette métacéphalique ; C : cardo de la maxille ; Cb : cavité buccale ; Cib : cibarium pharynx ; Cl : clypeus; Csa : canal salivaire ; Dmd : crochet madibulaire dorsal ; Lbr : labre ; Lm : labium ; Pa : papilles buccales ; Pl : projection latérale ; Pm : palpe maxillaire ; Ppr : phragme paraclypéal ; Sl : sclérite labial ; T eM : tendon élévateur mandibulaire.

gaufrées, rendent possible l'augmentation du volume du canal et la membrane chitineuse, ventrale, plus rigide, s'attache sur chacun des sclérites labiaux par une sorte de prolongement bifurqué. La paroi dorsale est solidaire des baguettes tentorielles.

C - MUSCULATURE ET FONCTIONNEMENT DU COMPLEXE CEPHALIQUE.

Les muscles moteurs de la région céphalique sont rattachés à l'extrémité postérieure des baguettes métacéphaliques et des baguettes tentorielles. Ils sont pour la plupart dirigés longitudinalement. Ils peuvent être séparés en trois groupes principaux : les muscles de la capsule céphalique et du complexe mandibulaire, les muscles du cibarium-pharynx, les muscles protracteurs du complexe céphalique (fig.28).

1) Muscles de la capsule céphalique et du complexe mandibulaire.

Afin de rendre plus simple une énumération déjà fastidieuse, les muscles ont été qualifiés en fonction de l'action motrice exercée.

--*Le muscle élévateur de la mandibule* (meM1,meM2) s'attache par un tendon à l'extrémité postérieure du crochet dorsal ; il se bifurque ensuite en deux faisceaux, le faisceau dorsal se rend à l'extrémité dorsale de la baguette métacéphalique (meM1) ; l'autre, ventral, rejoint la baguette tentorielle (meM2) Leur contraction amène d'abord le crochet mandibulaire au niveau du labre par rotation autour du condyle de la pièce articulaire, puis entraîne dans le mouvement de bascule toute la capsule qui pivote au niveau de son articulation avec les baguettes métacéphaliques. La dernière phase de ce mouvement est surtout visible chez les larves d'*Hilara* (P1.II,8).

--*Le muscle abaisseur de la mandibule* est issu d'une aponévrose ventrale du crochet mandibulaire ventral. Il rejoint ensuite l'extrémité de la baguette tentorielle (maM).

-- *Le muscle maxillaire*, très développé, occupe une position latérale, il est terminé en avant par une zone tendineuse en éventail intéressant l'ensemble des lobes latéraux de la paroi buccale. Il aboutit vers l'arrière à la baguette tentorielle. Ce muscle est responsable des mouvements de grande amplitude des palpes maxillaires et de l'ensemble des structures sensorielles qui y sont associées (mMx).

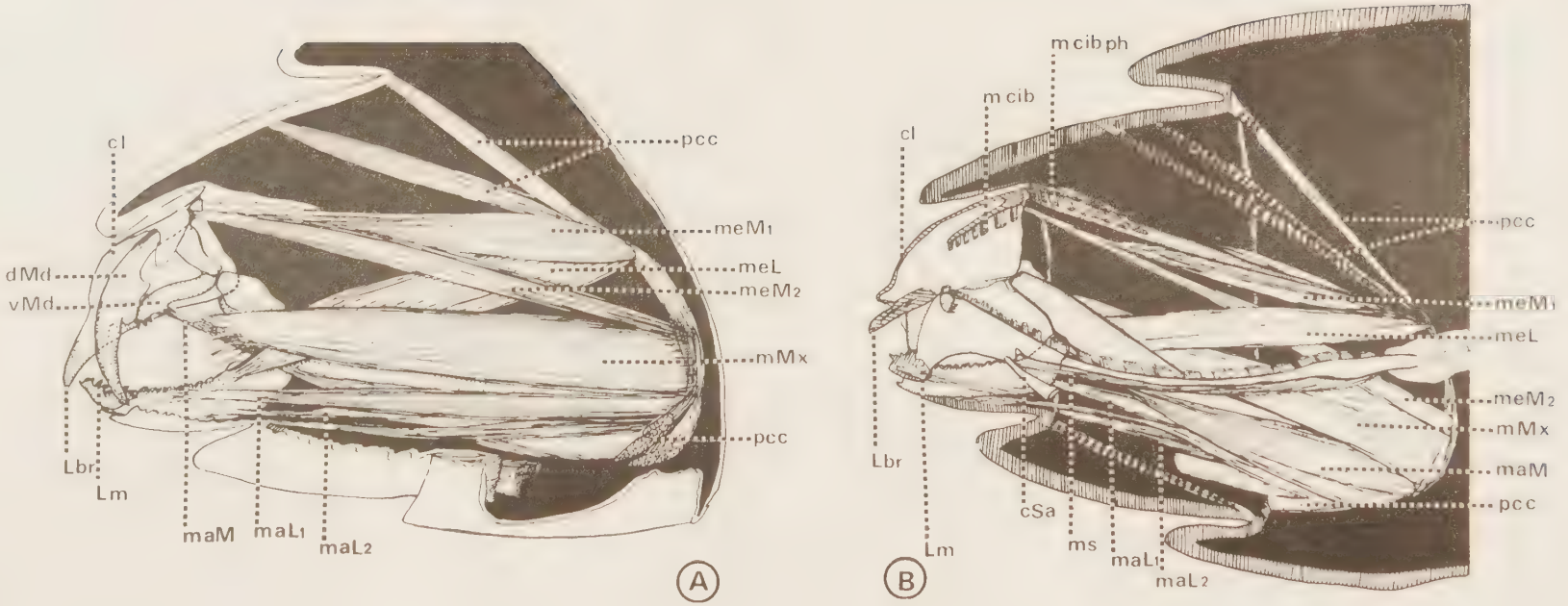


Fig. 28 - *Megacyttarus crassirostris*. Diagramme reconstituant la musculature céphalique. A : Muscles apparaissant après avoir enlevé le tégument.- B : Muscles visibles depuis le plan médian.

Cl : clypeus ; C sa : canal salivaire ; Dmd : crochet mandibulaire dorsal ; Lbr : labre ; Lm : labium ; maL_1, maL_2 : muscles abaisseurs du labium ; maM = muscle abaisseur mandibulaire ; meL : muscle élévateur du labium ; meM_1, meM_2 : muscles élévateurs de la mandibule ; m cib : muscles cibariaux ; m cib ph : muscles cibarium pharynx ; mMx : muscle maxillaire ; ms : muscle salivaire ; pcc : muscle protracteur de la capsule céphalique ; Vmd : crochet mandibulaire ventral.

-- *Les muscles labiaux* sont une acquisition nouvelle par rapport à ce qui existe chez les Rhagionides, ils forment deux ensembles pairs antagonistes : le muscle élévateur du labium, inséré à la base du sclérite labial et rejoignant dorsalement la baguette métacéphalique, provoque un mouvement vertical du labium l'amenant au contact de l'extrémité du labre.

-- *Les abaisseurs labiaux* permettent les mouvements inverses ; on en compte deux paires : le muscle antérieur (maLl) qui a son point d'attache dans la partie antérieure du labium et se termine sur l'extrémité postérieure de la baguette métacéphalique et le muscle postérieur qui s'insère ventralement sur la partie basale du sclérite. Ces deux muscles sont grêles, le muscle antérieur est périphérique alors que le muscle postérieur est presque médian.

2) Muscles du cibarium-pharynx.

La paroi dorsale du cibarium-pharynx souple et élastique est reliée à la paroi interne du clypeus ainsi qu'a la base des baguettes métacéphaliques par des muscles verticaux en grand nombre, disposés par paires. Ces muscles peuvent être distingués les uns des autres par la position du ganglion dorsal frontal. En avant de ce ganglion, il s'agirait des muscles cibariaux et en arrière des muscles pharyngiens. Le muscle labral d'apparence identique, s'attache dorsalement au niveau du labre et ventralement sur la paroi dorsale du cibarium (Pl. II, 6,7).

Ventralement au cibarium-pharynx, existe le muscle impair de la pompe salivaire qui s'étend depuis la région postérieure du pharynx jusqu'au niveau où le canal salivaire s'ouvre dans la cavité buccale.

3) Muscles protracteurs du complexe céphalique.

Ils réunissent l'ensemble du complexe à la partie postérieure du premier segment thoracique (mpcc). Leur insertion à l'extrémité postérieure du complexe permet des mouvements d'ensemble très importants de protraction, mais aussi de rotation de quelques degrés seulement,alors qu'ils atteignent 180° C chez les Rhagionides ou les Tabanides.

4) Fonctionnement des pièces buccales.

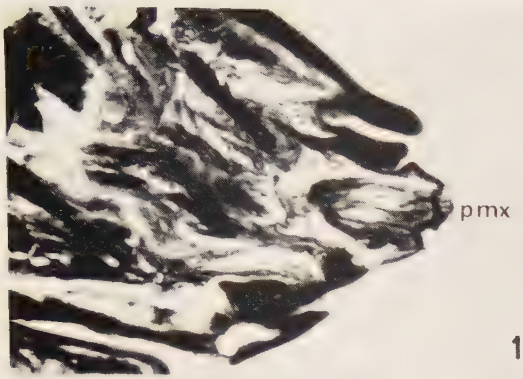
Le fonctionnement des pièces buccales des Empidides présente un certain nombre d'analogies avec celui des Rhagionides ; cependant les diffé-

Planche II

Pararhamphomia barbata.

1 : Coupe longitudinale du palpe maxillaire en extension.- 2 : palpe maxillaire rétracté et protégé par le bourrelet dorsal.- 3,4,5 : coupes transversales à différents niveaux du segment céphalique.- 6 : détail du labre et de l'organe sensoriel labral, coupe longitudinale du salivarium.- 7 : coupe sagittale montrant le ganglion frontal et le nerf frontal.- 8 : coupe longitudinale parallèle au plan sagittal, passant par les insertions musculaires sur les baguettes tentorielles et métacéphaliques.

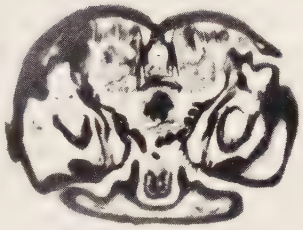
A : Antennes ;Bt : bourrelet tégumentaire ; Cl : clypeus ; dmd : mandibule dorsale ; Lbr : labre ; Lm : labium ; maL_1, maL_2 : muscles abaisseurs du labium ; MeM_1 : élévateurs mandibulaires ; mel : muscles rétracteurs maxillaires ; mMx : muscle rétracteur maxillaire ; Ol : organe labral ; Pa : papilles buccales ; Pcc : protracteur du complexe céphalique ; pmx : palpes maxillaires ; Sal : salivarium ; vmd : crochet mandibulaire ventral.



1

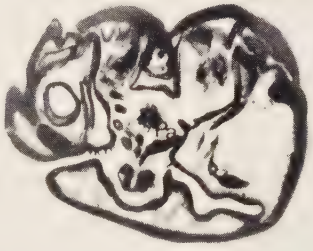
2

6



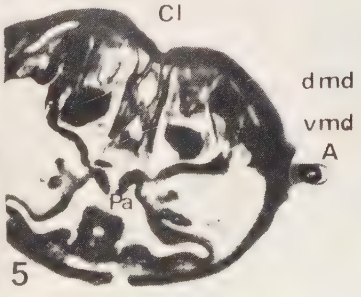
3

7



4

8



5

rences anatomiques comme la présence des sclérites labiaux entraînent certaines particularités fonctionnelles propres à ces larves.

-- *Mouvements d'ensemble du complexe céphalique.*

Le complexe est très mobile et capable de se rétracter à l'intérieur des segments thoraciques ou au contraire de se déployer très rapidement. La contraction des muscles protracteurs (mpcc et mpcv) projette en avant tout le complexe vulnérant qui se trouve alors en posture d'attaque (fig. 29).

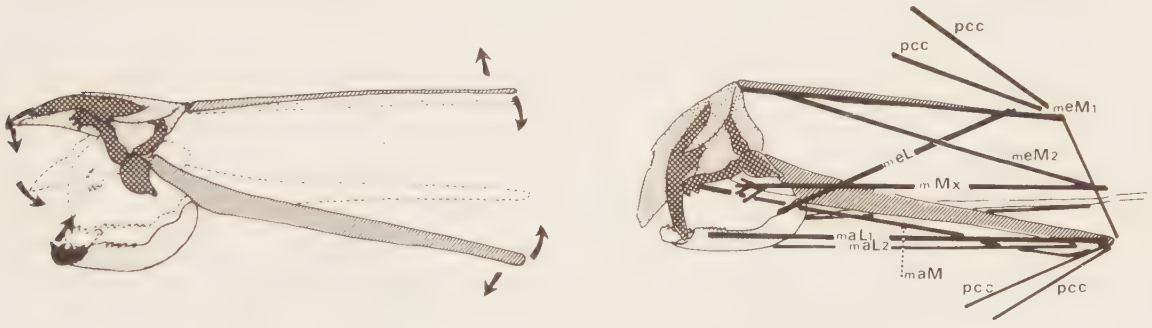


Fig. 29 - A : Deux positions extrêmes du complexe céphalique ; en traits pleins lors de l'attaque de la proie, le labium et les mandibules sont largement ouverts. En pointillé pendant la nutrition, les pièces mandibulaires et labiales sont refermées , tandis que le labre fait saillie.- B : Représentation schématique des muscles du complexe céphalique.

Capture de la proie : Les deux crochets mandibulaires sont ramenés dorsalement par la contraction des muscles élévateurs (meM1 et meM2). Le labre se redresse alors entraîné par le même mouvement. Les muscles abaisseurs du labium (maL1 et maL2) tirent cette pièce vers l'arrière. En même temps, les muscles (mMx) provoquent une rétraction des lèvres latérales et par cette action dévaginent toutes les pièces vulnérantes. La perforation du tégument de la proie est provoquée par le rapprochement des structures dorsales et ventrales. Les muscles adducteurs mandibulaires (maM) tirent ventralement les crochets mandibulaires dorsaux et ventraux ; le muscle élévateur du labium (meL) provoque une adduction du labium. La combinaison de ces différents mouvements permet aux crochets mandibulaires et au labre de pénétrer dans la proie au travers de son tégument. Le labium, sorte de mâchoire inférieure, maintient les autres structures dans leur position.

5 - Fonctionnement du salivarium et du cibarium-pharynx.

Il a été aisément observé sur des larves de *Megacyttarus crassirostris* et des larves de *Hilara* sp., ayant planté leurs crochets mandibulaires dans de petits oligochètes. Placées dans l'eau entre lame et lamelle, elles continuent à se nourrir pendant plusieurs minutes rendant possible l'observation au microscope. On constate que les différents faisceaux musculaires du cibarium-pharynx se contractent successivement d'avant en arrière, en soulevant la paroi dorsale faiblement sclérifiée . Il s'ensuit une augmentation du volume de la lumière du canal, et une aspiration du liquide interne de la proie peu à peu vidée de son contenu. Ces mouvements sont visibles grâce à la déformation des parois du cibarium ; une onde de contractions fait progresser cette cavité vers l'arrière pendant que l'onde de contractions suivante se produit à nouveau. On peut compter ainsi chez *Hilara nigrina* trois ondes successives par minute (fig.30,1,2,3,4).

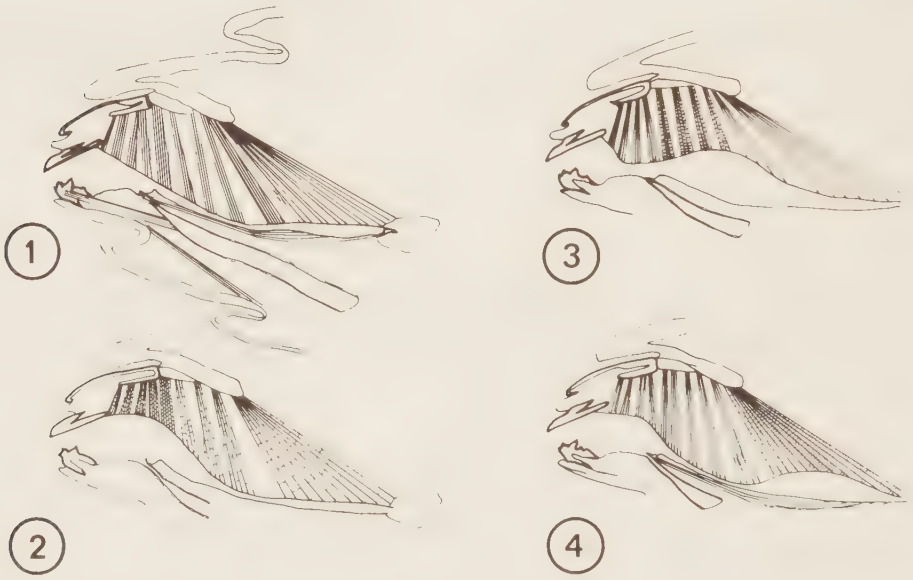


Fig. 30 - *Pararhamphomia bicolor* . Mécanisme de la succion chez une larve. (Onde antéro-postérieure de contraction des muscles cibariaux). (1) position de repos.- (2) contraction des muscles cibariaux. - (3) progression de la contraction vers l'arrière.- (4) nouvelle contraction des muscles cibariaux.

La contraction des muscles du labre, en plus de son rôle d'adduction, aspire aussi le liquide salivaire dans la cavité buccale, le clapet du salivarium étant maintenu soulevé grâce à la contraction du muscle du salivarium (mS). L'injection de ce liquide dans la proie est produite par la contraction des muscles périphériques des segments thoraciques.

°
° °

A partir de nos observations sommaires, nous pouvons dire que les larves de Diptères *Empidinae*, présentent un complexe buccal de type suceur à digestion extraorale, pourvu d'un appareil filtrant fait de nombreux filaments chez *Hilara* et de cônes hérissés chez *Kriptempis livida*. Nos observations réalisées sur des exemplaires en élevage nous les désignent comme des prédateurs de petits Oligochètes ou d'autres larves de Diptères : Chironomides Cératopogonides ou *Empididae*. Le cannibalisme est très fréquent, il nous interdit de placer par exemple deux larves de *Hilara nigrina* dans la même boîte d'élevage.

Chez *Phyllodromia melanocephala*, le comportement de prédation n'a pas été observé, et il nous a même été possible d'obtenir de nombreux imagos à partir de plusieurs dizaines d'individus placés en élevage dans le même bac.

D - COMPARAISON BREVE DES LARVES CONNUES.

Le squelette céphalique conserve chez toutes les espèces examinées une organisation générale identique nous permettant de confirmer, après de nombreux auteurs, la parenté des *Empididae* et des *Dolichopodidae*. Certains détails anatomiques constatés chez les larves viennent toutefois consolider nos conclusions antérieures sur la généaologie des *Empidinae*.

Les espèces du genre *Hilara*, déjà distinctes de toutes les autres espèces par des caractères de morphologie générale, s'en écartent encore par une capsule céphalique centrale aux projections latérales plus épaisses rappelant celle des *Dolichopodidae*. La faiblesse des sclérites labiaux, dépourvus de dents et l'importance prise par les crochets mandibulaires montrent aussi la place particulière de cette famille.

Chez les larves de tous les autres *Empidinae*, il se produit une différenciation plus marquée des sclérites labiaux ; ils portent plusieurs rangées longitudinales de dents, à la pointe dirigée vers l'arrière. Cette ornementation propre à toutes les espèces examinées : *Pararhamphomia barbata*, *Megacyttarus crassirostris*, *Empis nigripes* etc... est une indice de spécialisation plus grande. On sait, en effet, que les sclérites labiaux sont très peu développés chez les familles manifestement plus primitives,telles les *Asilidae*... Ces sclérites permettent aux larves de maintenir la proie pendant la durée de la période de prise d'aliments.

Corrélativement au développement pris par le complexe labial, les crochets mandibulaires et surtout le ventral, sont relativement moins importants. Cette réduction est particulièrement sensible chez *Kriptempis livida*.

La morphologie externe du segment céphalique ne montre pas de différences fondamentales. Chez tous les *Empididae* examinés, les antennes et les palpes maxillaires sont rétractiles, ces derniers sont de plus "escamotables" dans une gaine et cachés par le bourrelet tégumentaire supérieur (Pl. I, page). Trois autres replis tégumentaires, deux latéraux et un ventral, assurent une protection efficace de l'extrémité antérieure pendant la progression dans les substrats meubles.

Cette forme de spécialisation n'existe pas chez *Phyllodromia melanocephala* dont la région buccale et, en particulier, les palpes maxillaires ne sont plus protégés (fig. 31, 3,4). Il s'y trouve au contraire une concentration d'expansions cuticulaires bien différenciées, articulées sur une embase distincte. Leur rôle est probablement d'ordre sensoriel . Certaines d'entre elles, isolées, se présentent comme un cône (fig. 31, 3) à la base de chaque antenne, à l'extrémité du labium, et latéralement, de part et d'autre de l'orifice buccal. D'autres terminaisons sensorielles sont groupées sur un lobe soutenu à sa base par un prolongement sclérifié du cardo de la maxille. Ce lobe est placé de part et d'autre du labre ; il se moule sur l'extrémité de chaque crochet mandibulaire dorsal (fig. 31, 3,5). La place occupée par ces organes et leur structure est proche de celle des organes décrits chez les Rhagionides comme la *lacinia* et la *galea* (TSACAS,1961). En absence de preuve nettement contradictoire, nous leur accordons cette homologie.

Le profil de la capsule centrale marque un décrochement très prononcé au niveau de la base du labre de *Phyllodromia melanocephala* ; son extrémité se trouve en conséquence abaissée et ne fait plus saillie à l'extérieur . D'autre part, le développement du complexe mandibulaire est particulier à cette espèce ; le crochet dorsal très puissant est armé de deux dents. Le complexe labial est, par contre, réduit, les sclérites sont grêles et inermes et le labium armé de quatre dents.

Toutes ces remarques montrent une nette différence entre la larve de *Phyllodromia melanocephala* et les larves connues chez les *Empidinae*. D'autres caractères l'opposent aux *Hemerodromiinae* connus et, en particulier, à *Wiedemannia ouedorum* dont la capsule céphalique est ornée dans la région clypéale d'une digitation sclérifiée : la projection antérieure. D'autre part, chez cette même espèce, les pièces buccales du complexe mandibulaire sont articulées entre elles par une rotule venant s'interposer entre la pièce en U et la pièce articulaire. Cette rotule n'existe pas chez *Phyllodromia melanocephala* ; toutefois la base du crochet dorsal présente une protubérance marquée au niveau du condyle, donnant un aspect particulier à cette articulation.

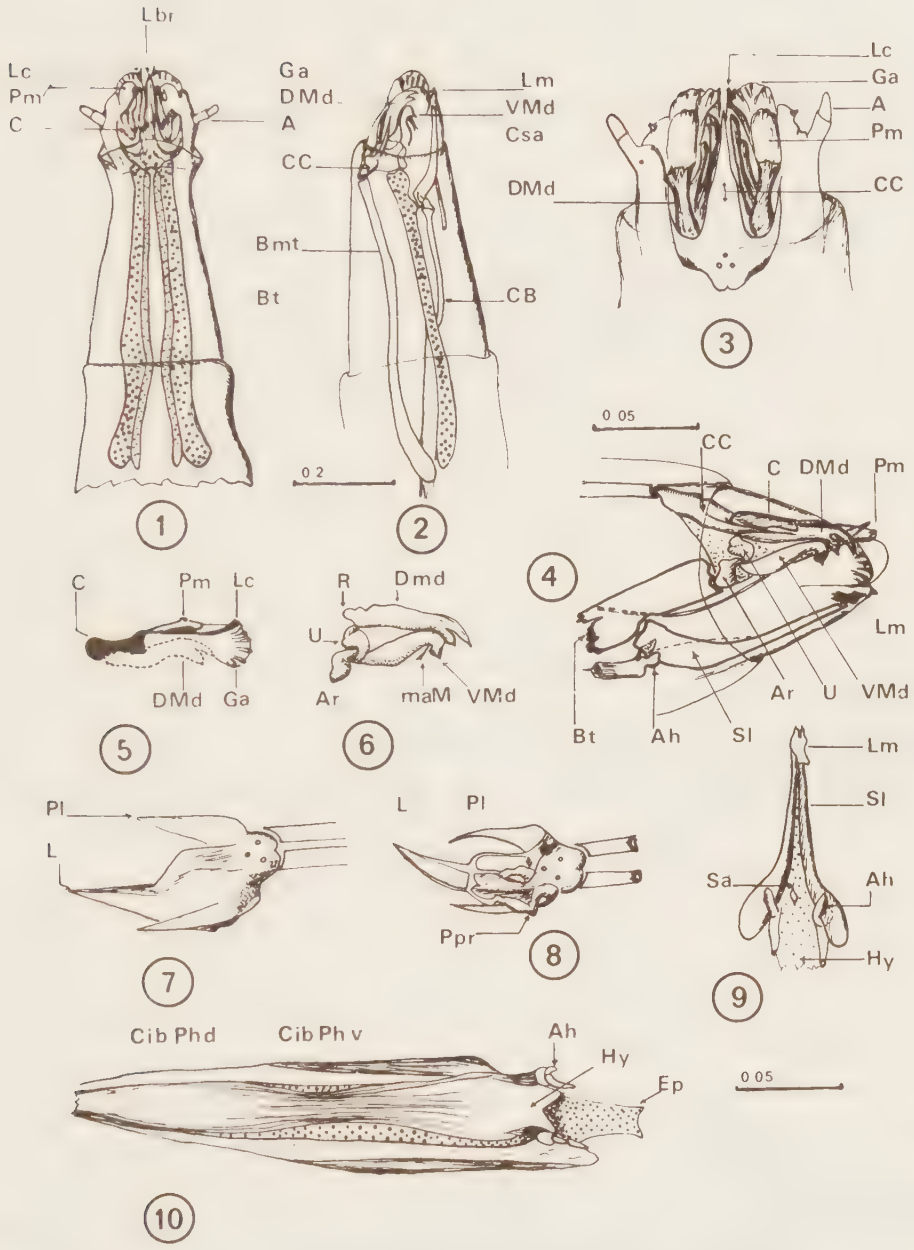


Fig. 31 - Squelette céphalique de *Phyllodromia melanocephala*.

(1) vue dorsale ; (2) vue latérale ; (3) détail de la région buccale, face dorsale ; (4) détail en vue latérale ; (5) détail du complexe sensoriel entourant le crochet madibulaire ; (6) complexe mandibulaire ; (7) capsule centrale,face dorsale ; (8) capsule centrale,face ventrale ; (9) complexe labial et salivarium, face ventrale ; (10) cibarium pharynx.

A : antenne ; Ah : articulation labiale de l'hypopharynx ; Ar : pièce articulaire ; Bmt: baguette métacéphalique ; Bt : baguette tentorielle ; C : cardo de la maxille ; CC : capsule centrale ; Cib : cibarium pharynx ; C sa : canal salivaire ; Dmd : crochet mandibulaire dorsal ; Ga : galea ; Hy : hypopharynx ; Lbr : labre ; Lc : lacinia ; Lm : labium ; MaM : muscle abaisseur mandibulaire ; Pl : projection latérale ; Pm : palpe maxillaire ; Ppr : phragme paraclypéal ; R : rotule ; Sa : salivarium ; Sl : sclérite labial ; U :pièce en U ; Vmd : crochet mandibulaire dorsal.

L'anatomie interne du complexe buccal montre donc, en définitive, une stabilité de structure remarquable qui s'accompagne, chez les *Empidinae*, de caractères de spécialisation des genres *Rhamphomia (sensu lato)* et *Empis (sensu lato)*. Elle montre aussi de manière indiscutable la place à part, occupée chez les *Hemerodromiinae*, par *Phyllodromia melanocephala*.

III - LE SYSTEME TRACHEEN.

Le plan général de la trachéation larvaire est bien connu dans la plupart des familles de Diptères sauf chez les *Empididae* (KEILIN, 1944 ; HENNIG,1948;BRAUNS,1952). Il comporte primitivement d'après WHITTEN (1955) une paire de troncs longitudinaux latéro-dorsaux et une paire de troncs latéro-ventraux sur lesquels aboutissent d'autres éléments trachéens secondaires. Parmi les plus importants de ces derniers, nous citons :

- huit connectifs transverses unissant les troncs dorsal et ventral du même côté,
- dix commissures dorsales reliant les deux troncs latéro-dorsaux,
- dix paires de trachées ganglionnaires : trois thoraciques et sept abdominales,
- deux paires de trachées cervicales : une dorsale vers les ganglions cérébroïdes et le complexe buccal, une ventrale vers le ganglion sous-oesophagien et la région buccale.

D'après ce même auteur, dix paires de stigmates, trois thoraciques et sept abdominales, s'interposent entre les troncs trachéens et le milieu extérieur de la larve.

Les travaux de HENNIG (1948), HINTON (1947) laissent penser que les formes larvaires les plus primitives chez les Diptères sont terrestres et à respiration aérienne. La réduction du plan de trachéation larvaire ainsi que du nombre de stigmates fonctionnels, la présence de certains dispositifs externes, telle la bordure ciliée des lobes péristigmatiques des larves de *Tipulidae*, ou les "plastrons" stigmatiques des nymphes de *Simuliides* ou d'*Empididae Hemerodromiinae* (HINTON,1947) sont des indices qui accompagnent très souvent la colonisation par ces espèces du milieu aquatique (FREEMANN, 1969 ; VAILLANT, 1967).

A - PLAN DE LA TRACHEATION LARVAIRE.

Parmi les types de trachéation, deux sont signalés jusqu'à maintenant chez les *Empididae*, ils sont associés à deux milieux différents : le type Amphipneustique (BRAUNS,1952) rencontré d'après l'auteur chez toutes les

larves édaphiques et le type Apneustique connu seulement chez les larves aquatiques des *Hemerodromiinae* (VAILLANT,1967).

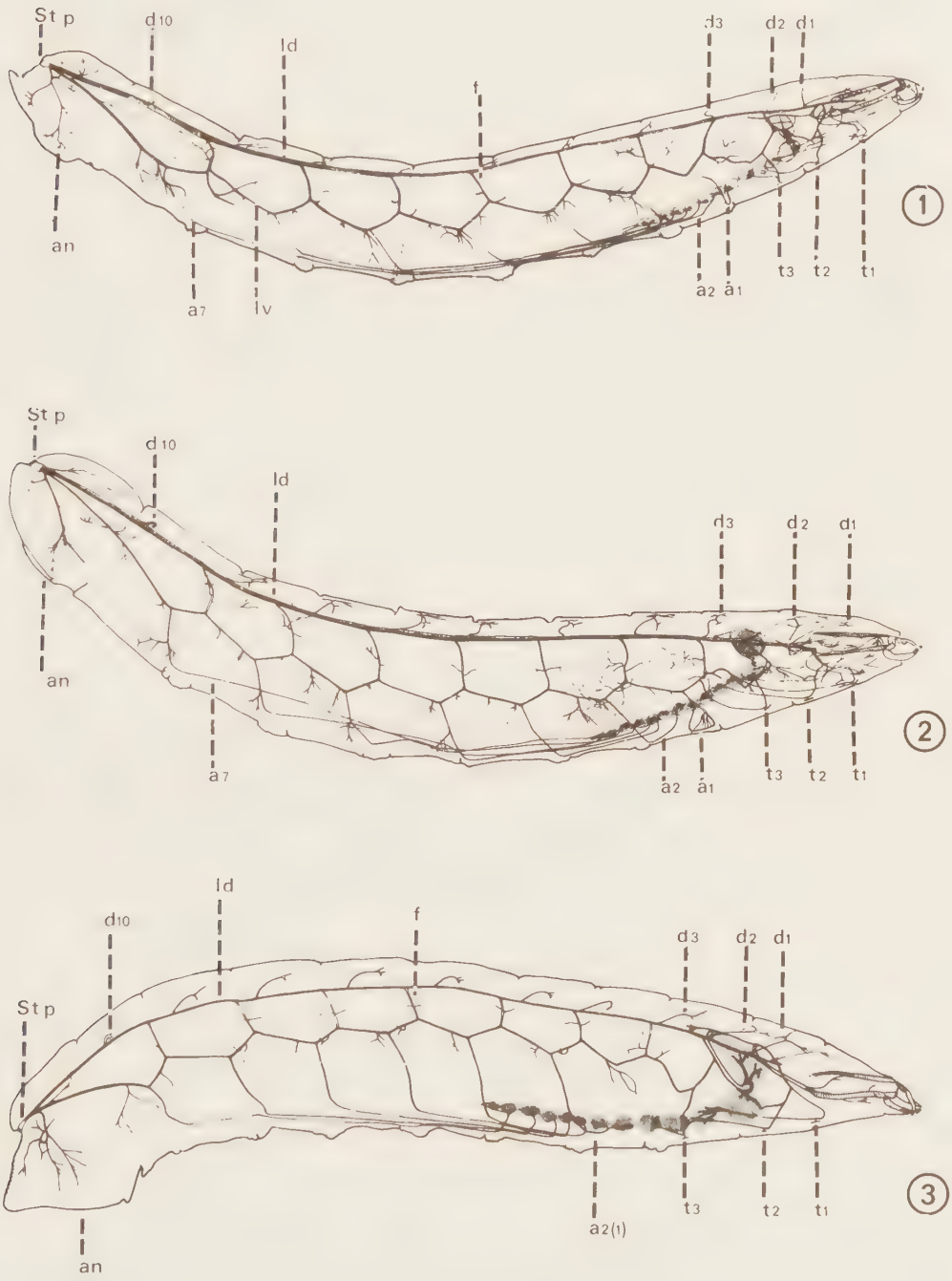


Fig. 32 - Vue d'ensemble de la trachéation chez les *Empididae* à larves édaphiques.

(1) larve de *Hilara nigrina*.
(2) larve de *Kriptempis livida*.
(3) larve de *Phyllodromia melanocephala*.

an : anus ; a1, a2...a7 : trachées ganglionnaires abdominales ; a2 (1): trachée ganglionnaire abdominale de *Phyllodromia melanocephala*, commune aux deux premiers ganglions abdominaux; d1, d2... d10 : commissures dorsales ; f : connectifs transverses ; ld : tronc latéro-dorsal ; lv : tronc latéro-ventral ; St p : stigmate post-abdominal ; t1, t2, t13 : trachées ganglionnaires thoraciques.

La connaissance d'un plus grand nombre d'espèces nous a amené à modifier cette façon de voir et à distinguer trois types différents parmi les larves édaphiques étudiées. Les deux premiers réunissent tous les *Empidinae*, alors que le troisième ne comprend, dans l'état actuel de nos connaissances, qu'une seule espèce classée dans la famille des *Hemerodromiinae* (fig.32).

Type I (T_1) :

Appartiennent à ce type de trachéation, les larves de toutes les espèces d'*Hilara* dont les adultes ont été obtenus en élevage (plus d'une dizaine) à l'exclusion de tous les autres *Empidinae*. Ce sont des larves amphipneustiques du groupe 1 de BRAUNS ; elles présentent deux paires de stigmates fonctionnels situés respectivement sur le prothorax et sur le dernier segment abdominal et possèdent, en outre, conformément au plan général d'organisation : huit connectifs transverses, dix commissures dorsales, trois trachées ganglionnaires thoraciques et sept abdominales (fig. 33) (Pl. III,2). Un tronc commun issu de chaque tronc latéro-dorsal, très court, se bifurque en trachées céphaliques dorsale et ventrale . La trachée céphalique dorsale donne un rameau

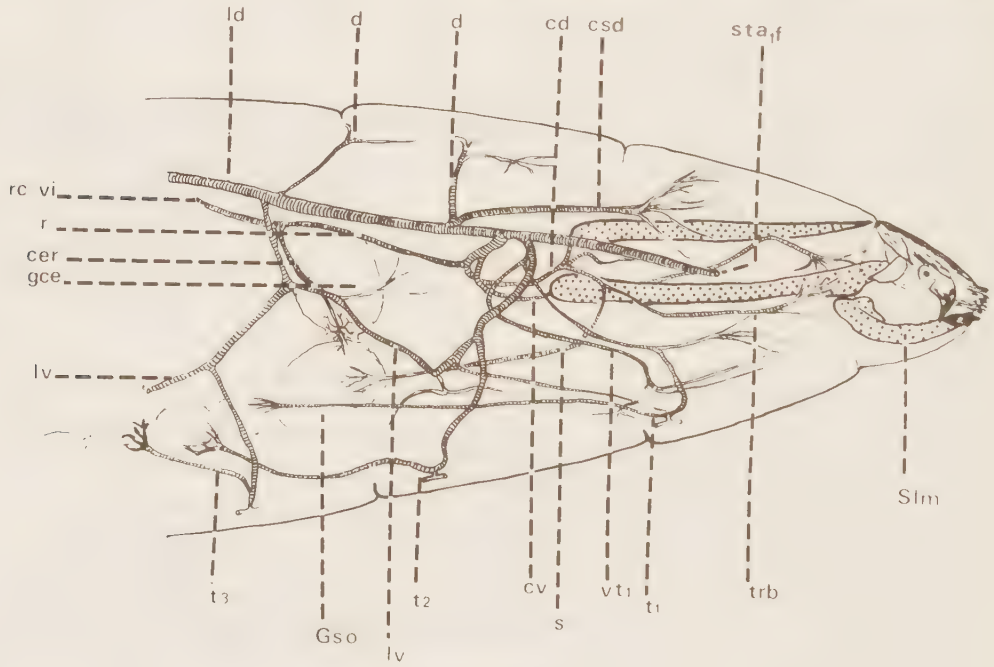


Fig. 33 – *Hilara nigrina* . Détail de la trachéation céphalique.

cd : trachée céphalique dorsale ; cer : trachée cervicale ; csd : tronc céphalique superficiel ; cv : tronc céphalique ventral ; d : commissure dorsale ; Gse : ganglion cérébroïde ; Gso : ganglion sous-oesophagien ; ld : tronc latéro-dorsal ; lv : tronc latéro-ventral ; r : trachée cervicale dorsale ; rc vi : trachée du complexe rétrocérébrale (se continuant en trachée viscérale chez *Hilara* = vi) ; s : trachée cervicale ventrale ; sta_1 f : stigmate prothoracique fonctionnel ; Sl : sclérite labial ; t_1 : trachée ganglionnaire thoracique ; trb : trachée de la région buccale ; vtl : trachée viscérale prothoracique.

récurrent vers les ganglions cérébroïdes et le complexe rétrocérébral relativement compact, puis se prolonge vers les muscles longitudinaux maxillo-mandibulaires et labiaux (Pl. III,1). La trachée céphalique ventrale pénètre dans le complexe musculaire par son extrémité postérieure, en suivant le côté interne de la baguette tentorielle. Une ramification récurrente se détache vers le ganglion sous-oesophagien tandis que la trachée se dirige dorsalement pour se ramifier dans les muscles du cibarium-pharynx.

Type II (T_2) :

Ce type de trachéation larvaire existe probablement chez tous les *Empidinae* sauf chez les espèces du genre *Hilara*. Nous l'avons observé chez *Phyllodromia barbata*, *Megacyttarus crassirostris*, *Xanthempis stercorea*, *Kriptempis livida* etc.. Il se résume essentiellement en la perte de fonction du stigmate prothoracique. Il caractérise donc des larves métapneustiques.

Quelques autres modifications de moindre importance ne perturbent pas sensiblement le plan général mais pourraient présenter une réelle valeur taxinomique. Elles portent sur l'origine des trachées de la région céphalique et viscérale ainsi que sur celle des trachées sous-oesophagienne et ganglionnaire thoraciques. Les stigmates non fonctionnels thoraciques et abdominaux demeurent visibles. Il subsiste, au niveau de chacun d'eux, un tube membraneux assez difficile à distinguer : c'est le tube ecdysial qui joue un rôle essentiel au moment de la nymphose (HINTON,1968) (fig. 34).

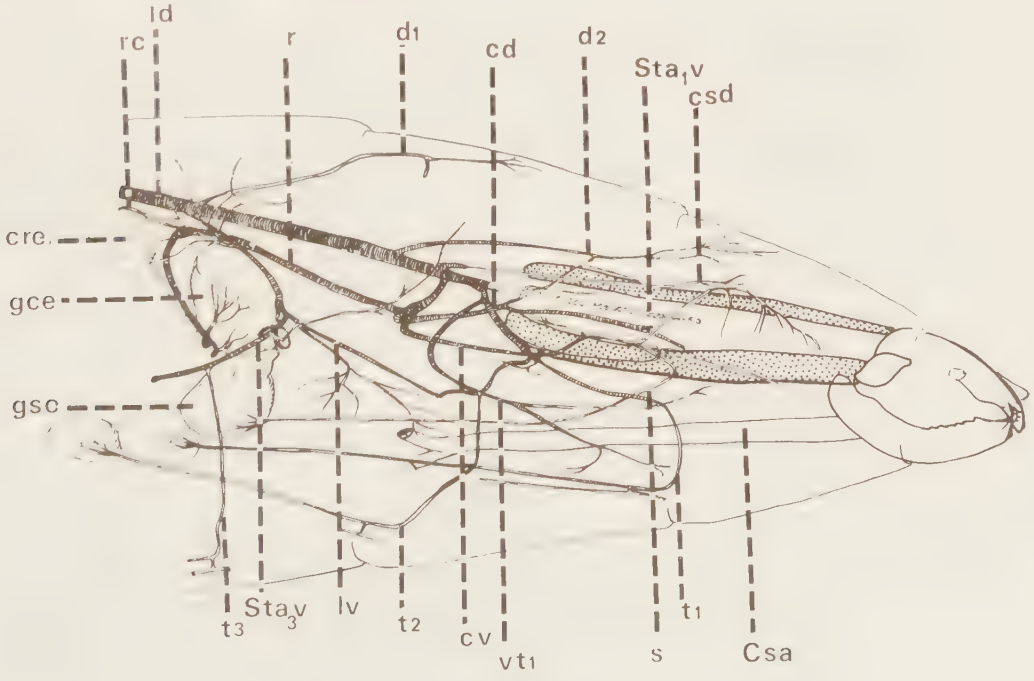


Fig. 34 - *Kriptempis livida*. Détail de la trachéation céphalique.

cd : trachée céphalique dorsal ; cre : complexe rétro-cérébral ; C sa : canal salivaire csd : trachée céphalique superficielle dorsale ; cv : trachée céphalique ventrale ; d1, d2 : commissures dorsales ; gce : ganglion cérébroïde ; gso : ganglion sous-oesophagien ld : tronc latéro-dorsal ; lv : tronc latéro-ventral ; r : trachée cervicale dorsale ; rc : trachée du complexe rétrocérébral ; s : trachée cervicale ventrale ; sta_1v : stigmate prothoracique vestigial ; sta_3v : stigmate métathoracique vestigial ; t1, t2, t3 : trachées ganglionnaires thoraciques ; vt_1 : trachée viscérale prothoracique.

A partir des travaux cités, nous pouvons avancer que ce type de trachéation indique chez les *Empidinae*, autres que *Hilara*, une adaptation plus marquée vers des milieux proches parleurs caractéristiques écologiques des milieux aquatiques.

Type III (T_3) :

Il n'a été observé que chez une seule espèce, *Phyllodromia melanocephala*. Cette larve,métapneustique, diffère du type 2 reconnu chez la plupart des *Empidinae*, par l'importante réduction du diamètre des troncs trachéens ainsi que par la disparition de certaines trachées faisant partie du plan général. Il s'agit de la trachée ganglionnaire sous-oesophagienne, issue de la trachée cervicale ventrale des types 1 et 2, et de la première trachée ganglionnaire abdominale. L'absence de la trachée sous-oesophagienne, est suppléé par des ramifications trachéolaires de la trachée cervicale ; celle de la trachée ganglionnaire abdominale, par des ramifications de la trachée métathoracique, ainsi que de la première trachée abdominale (fig. 35). Le stigmate prothoracique, bien que non fonctionnel, demeure visible sur le tégument larvaire aussi bien que dans le type 2 ; il est relié au tronc latéro-dorsal par un canal exuvial.

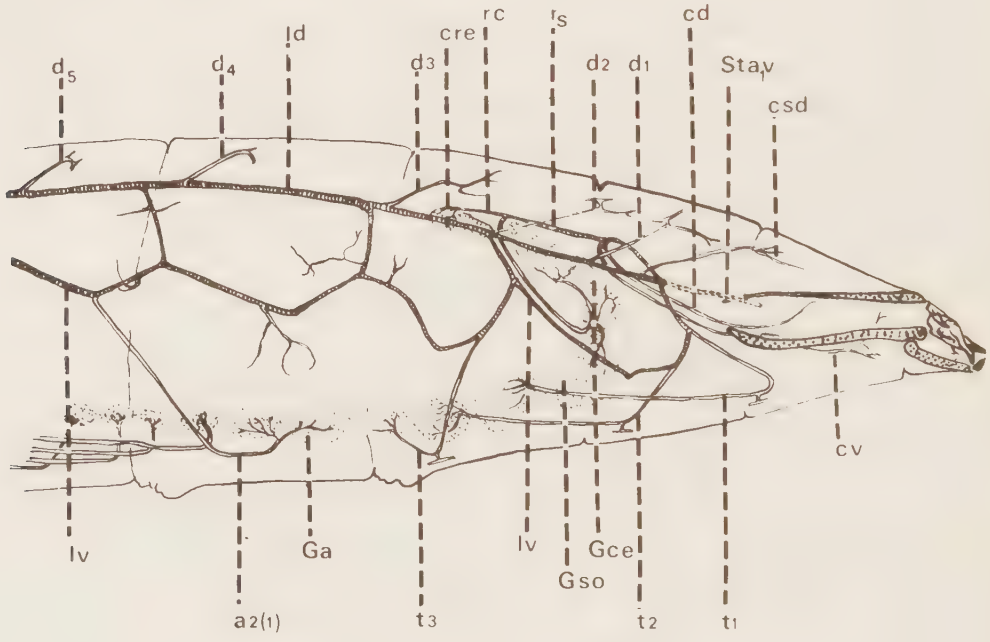


Fig. 35 - *Phyllodromia melanocephala*. Détail de la trachéation céphalique.

a2 (1) : trachée ganglionnaire abdominale se ramifiant dans les ganglions abdominaux 1 et 2 ; cd : trachée céphalique dorsale ; cre : complexe rétrocérébral ; csd : trachée céphalique superficielle dorsale ; cv : trachée céphalique ventrale ; d1, d2... d5 : commissures dorsales ; Ga : ganglion abdominal ; Gce : ganglion cérébroïde ; Gso : ganglion sous-oesophagien ; ld : tronc latéro-dorsal ; lv : tronc latéro-ventral ; rc : trachée du complexe rétrocérébral ; rs : trachée cervicale dorsale allant aux ganglions cérébroïdes et sous-oesophagien ; sta1v : stigmate prothoracique vestigial ; t1, t2, t3 : trachées ganglionnaires thoraciques.

Ces particularités anatomiques isolent même cette espèce à l'intérieur de la famille des *Hemerodromiinae*, dont toutes les autres larves connues sont apneustiques et adaptées de manière exclusive à la vie aquatique.

°
° °

Il semble donc que chez les *Empidinae* à larves édaphiques, seules les espèces du genre *Hilara* correspondent au type de trachéation amphipneustique défini par BRAUNS. Tous les autres *Empidinae* sont métapneustiques (fig. 36).

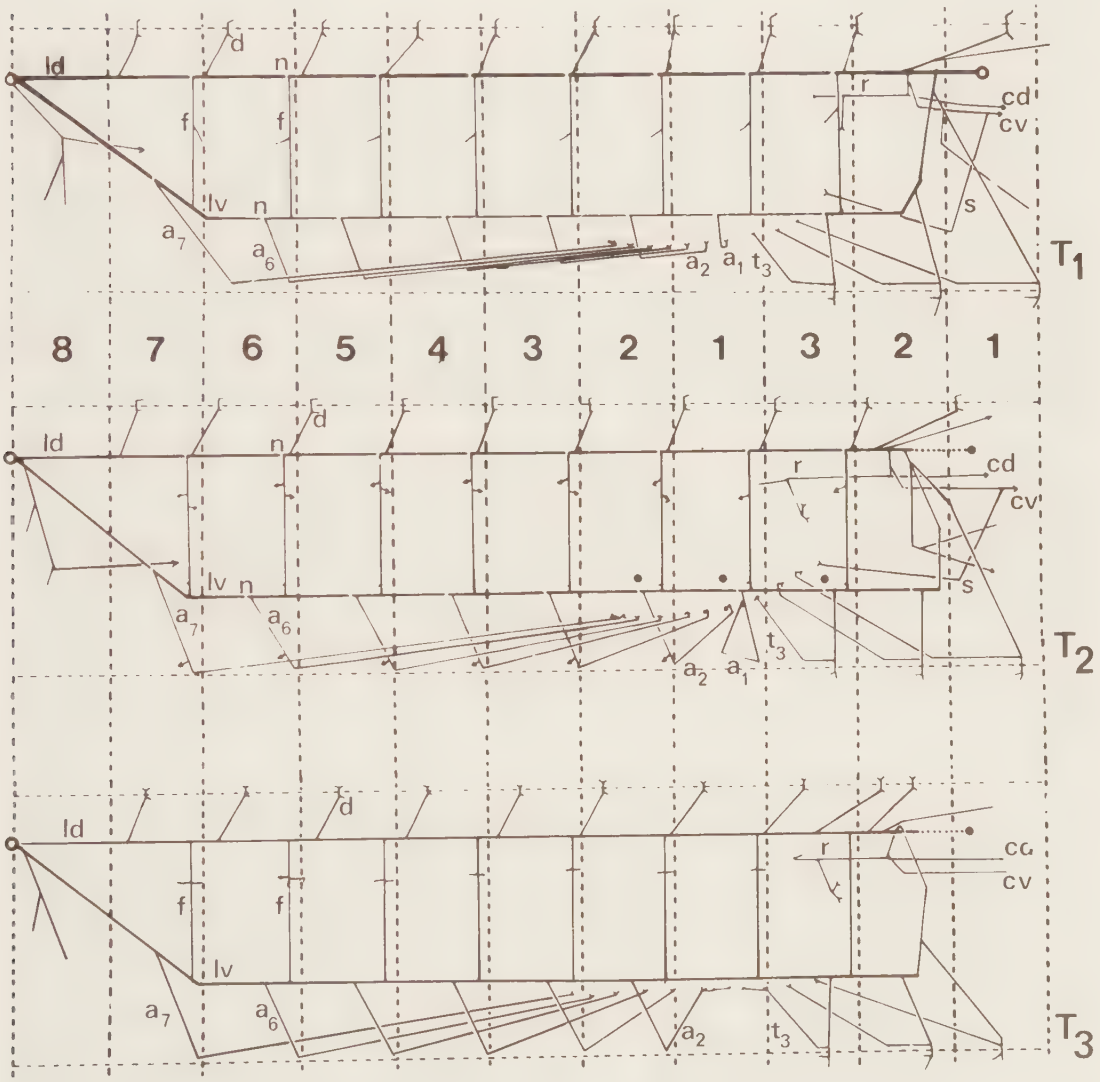


Fig. 36 - Plan de trachéation des larves édaphiques connues chez les *Empidinae*.

T1 : T_1 : type *Hilara*,
T_2 : type *Empis - Rhamphomia*,
T_3 : type *Phyllodromia melanocephala*.

a1, a2,...a7 : trachées ganglionnaires abdominales ; cd : trachée céphalique dorsale;
cv : trachée céphalique ventrale ; f : connectif transverse ; ld : tronc latéro-dorsal;
lv : tronc latéro-ventral ; n : noeud trachéen ;

Planche III

Hilara nigrina . 1 : vue dorsale des segments thoraciques.- 2 : vue ventrale (x 10
3 : détail du stigmate prothoracique (x 3600).- 4 : détail des soies en pale
de l'expansion post-abdominale (x 1000).- 5 : stigmate post-abdominal (x 100

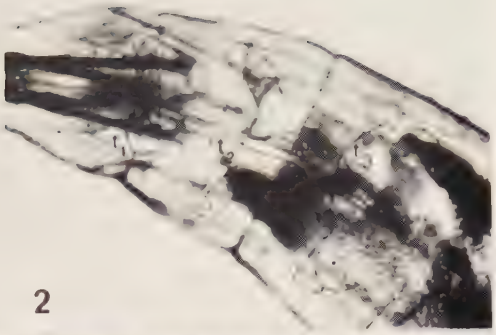
Empis nigripes. 6 : stigmate (x 300).-

Empis praevia. 7 : stigmate (x 300).-

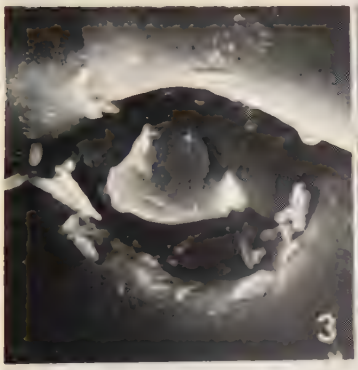
Kriptempis livida. 8 : extrémité post-abdominale (x 100).- 9 : disque stigmatique
(x 500).- 10 : fentes stigmatiques (x 1700).

Phyllodromia melanocephala. 11 : stigmate post-abdominal (x 3 500).

1

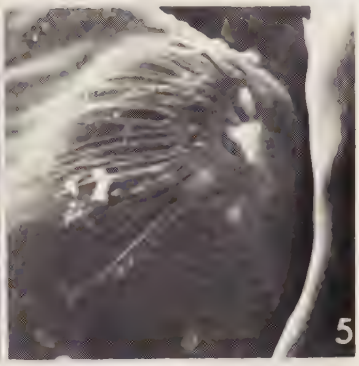


2

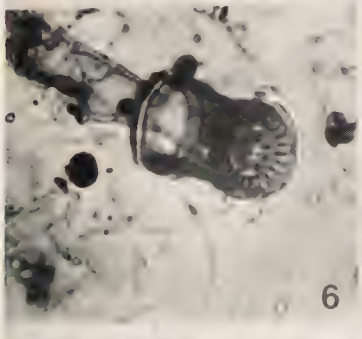


3

4

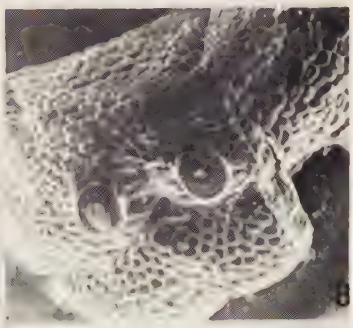


5



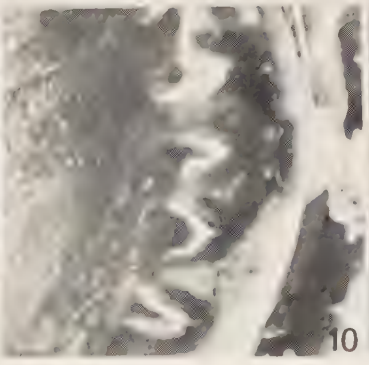
6

7

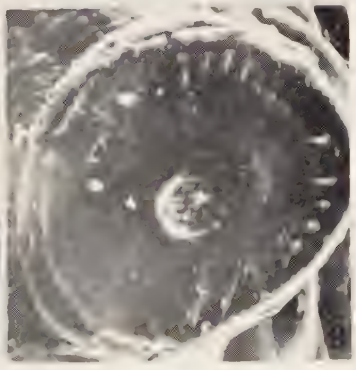


8

11



10



9

La trachéation de *Phyllodromia melanocephala* permet de mieux comprendre la place particulière occupée par cette espèce chez les *Hemerodromiinae*. Son type de trachéation d'après ce que l'on connaît chez les autres Diptères, nous permet de supposer,chez cette espèce proche de celles du milieu aquatique, une localisation dans des biotopes aux caractéristiques hydriques. Elle conserve toutefois une respiration aérienne par ses stigmates post-abdominaux fonctionnels.

Si le plan de trachéation est, à lui seul, une indication de portée limitée mais largement exploitée pour préciser le degré d'évolution d'un groupe taxonomique par rapport aux Diptères en général, la structure même des stigmates fonctionnels est de nature à montrer de manière plus fine les exigences de chaque espèce vis-à-vis du milieu. Rappelons simplement, à ce sujet, les variations anatomiques des plaques stigmatiques et les lobes post-abdominaux des larves de *Tipulidae* peuplant les milieux dont les caractéristiques physiques vont du terrestre à l'aquatique (KRIVOSHEINA,1959 ; BRINDLE,1967). La valeur des résultats obtenus sur ces Insectes nous a encouragé à compléter, de ce point de vue, notre étude des larves d'Empidides.

B - LES STIGMATES (Pl. III).

Les travaux de HINTON (1968) ont élucidé l'origine des différentes parties composant le stigmate chez les Insectes. Plusieurs formes existent, et leur structure dépend en particulier du processus d'exuviation., (fig. 37).

Le stigmate des Diptères Orthorrhaphes, Brachycères et Nématocères, est constitué suivant le type "panorpoïde". Il est bien connu chez la larve de *Ctenophora ornata* Meig. (*Tipulidae*). La trachée s'évase en une chambre stigmatique , elle-même fermée par un disque perforé à la périphérie et montrant en son centre une région cicatricielle aveugle correspondant à la chambre stigmatique du stade précédent. Les parois de la chambre stigmatique sont hérissées d'expansions arborescentes, qui sont, d'après l'auteur, en plus du type de trachéation métapneustique, une adaptation de ces larves aux milieux édaphiques très mouillés.

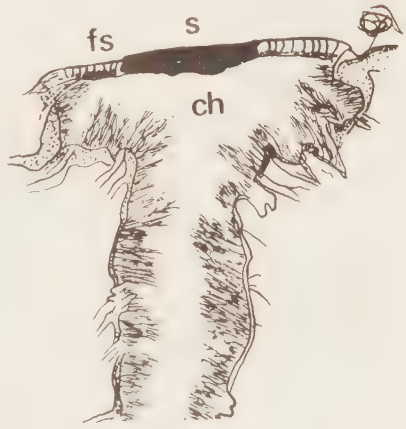


Fig. 37 - Coupe longitudinale au niveau du stigmate post-abdominal de *Ctenophora ornata* Meig.,(d'après HINTON,1947) . Type de stigmate "panorpoïde".

Planche IV

Pararhamphomia barbata : (1) coupe longitudinale d'un stigmate abdominal larvaire 1a, 1b, 1c, 1d : coupes transversales d'un stigmate aux niveaux indiqués sur la figure 1 (explication dans le texte).- (2) disque stigmatique.

Megacyttarus crassirostris (3) expansion terminale. Les soies péristigmatiques (Sd) et tégumentaires (S1) sont semblables.

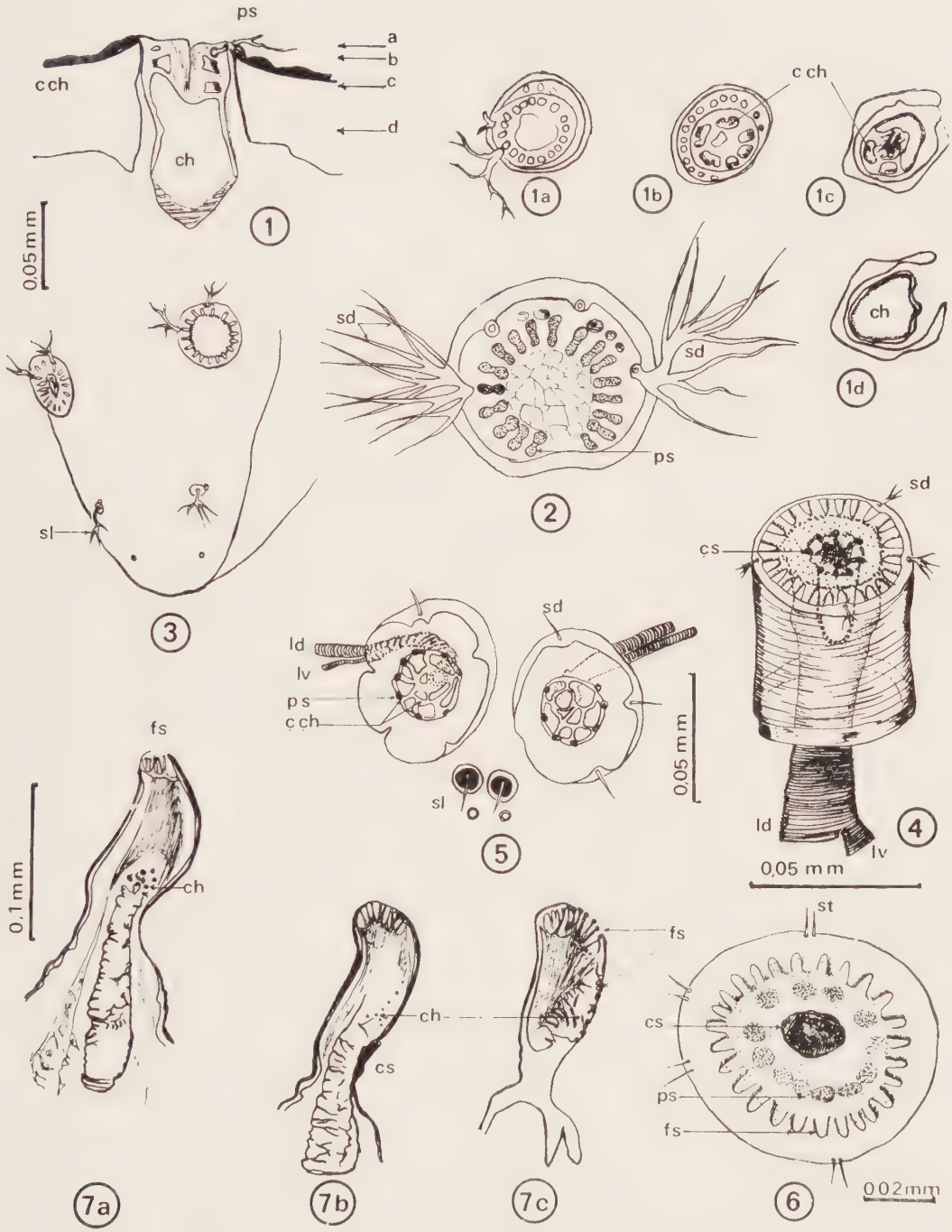
Empis nigripes : (4) dessin général du stigmate.

Empis praevia : (5) disque stigmatique laissant apparaître par transparence les canalicules ramifiés, aboutissant aux perforations ; les soies péristigmatiques et celles de l'expansion terminale sont simples.

Xanthempis stercorea : (6) disque stigmatique et soies péristigmatiques simples.

Pararhamphomia barbata : (7) stigmate prothoracique.- 7a : dans le plan sagittal, laissant apparaître les perforations apicales et la chambre stigmatique envahie par des ramifications entrecroisées se terminant entre les fentes.- 7b : coupe au niveau de la cicatrice exuviale.- 7c ; coupe au niveau des fentes latérales des stigmates.

c ch : canalicules de la chambre stigmatique ; ch : chambre stigmatique ; fs : fentes stigmatiques ; ld : tronc latéro-dorsal ; lv : tronc latéro-ventral ; ps : perforations du disque stigmatique ; sd : soie péristigmatique ; sl ; soie de l'expansion terminale.


ps
a
b
c
d
c ch
ch
1
0,05 mm
1a
1b
c ch
1c
1d
ch
sd
sd
ps
2
sl
3
sd
cs
ld
lv
ps
c ch
sl
5
sd
0,05 mm
ld
lv
4
0,05 mm
fs
0,1 mm
ch
st
fs
cs
ps
fs
0,02 mm
6
ch
cs
7a
7b
7c

Les structures de la chambre et du disque stigmatique sont également différentes chez les *Empidinae*, suivant les genres : chez *Hilara*, le disque stigmatique n'est pas circulaire. Il présente une zone aveugle excentrique, dirigée vers la ligne médio-dorsale du segment post-abdominal. Les pores sont peu nombreux et de contour circulaire ; ils communiquent avec la chambre , peu différenciée, qui fait place aussitôt au tronc trachéen. Du côté externe, le disque est orné par les nombreuses ramifications distales en éventail de quatre soies, semblables à celles signalées sur l'éperon.

Chez *Pararhamphomia barbata*, le stigmate post-abdominal est plus différencié, aussi bien dans la structure de la chambre stigmatique que dans celle du disque stigmatique (Pl. IV, 1 a, b,c,d, 2). La chambre stigmatique se compose au dernier stade d'un pilier central, se terminant au centre du disque, et relié aux parois externes par des expansions secondaires disposées de façon radiaire, et ménageant un labyrinthe d'interstices abondamment ciliés (Filzkammer de HENNIG,1948). Ces espaces se rétrécissent progressivement jusqu'à former de fins canaux traversant la paroi du disque stigmatique sur lequel ils s'ouvrent à l'extérieur par une fente.

L'exemple décrit ci-dessus diffère de celui de *Hilara* par sa plus grande complexité. Il est,par contre, beaucoup moins différencié que le stigmate post-abdominal de d'autres *Empidinae*, en particulier, *Megacyttarus crassirostris*, *Empis nigripes*, *Empis praevia*, et surtout *Kriptempis livida* (Pl. IV, 3,4 5,6). Chez les formes plus spécialisées, les pores stigmatiques apparaissent comme des fentes rectilignes ou en U , qui rendent encore plus difficile la pénétration de l'eau dans les trachées. Une telle spécialisation s'accompagne aussi de la simplification progressive des soies stigmatiques, jusqu'à leur disparition totale chez *Kriptempis livida*. Elle s'accompagne encore de la réduction progressive de l'expansion impaire réduite à un lobe à peine visible.

Chez *Phyllodromia melanocephala*, les disques stigmatiques dépourvus de soies périphériques sont percés d'orifices étroits, très difficiles à localiser même au microscope électronique à balayage (Pl. III,9). De plus, le disque stigmatique, très épais, allonge le parcours des perforations , augmentant la difficulté de pénétration de l'eau. Ces particularités anatomiques, associées au faible diamètre des troncs trachéens sont peut être liées à une pauvreté des échanges au niveau des stigmates, compensée par une respiration cutanée fréquente chez les larves aquatiques.

La grande variabilité du plan de trachéation larvaire des Diptères Empidides annonce chez ces Insectes, l'existence de formes diversement adaptées à la vie dans des conditions proches de celles régnant dans le milieu aquatique.

Ces Insectes holométaboles, présentent aussi une phase nymphale, qui bien qu'assez courte (une dizaine de jours) s'effectue apparemment dans ce même milieu. Il est donc intéressant de savoir dans quelle mesure les nymphes d'Empidides présentent des dispositifs anatomiques particuliers tels les plastrons stigmatiques ou les branchies prothoraciques déjà connus dans cette famille (HINTON,1952).

IV - CARACTERISATION MORPHOLOGIQUE ET ANATOMIQUE DES NYMPHES.

A - CARACTERES GENERAUX.

Leur apparence générale et le processus d'exuviation (fente exuviale en T) correspondent aux critères de définition des Orthorrhaphes. Deux régions sont distinctes chez la nymphe de toutes les espèces décrites : d'une part la région céphalothoracique ; d'autre part, la région abdominale faite de segments articulés les uns sur les autres.

Dans la première, on reconnaît antérieurement l'emplacement des différentes parties de la tête de l'adulte. Les yeux sont dorsaux et les fourreaux antennaires ornés à leur base d'un tubercule faisant saillie en avant, se prolongent latéroventralement, collés contre la région faciale. Les fourreaux des pièces buccales, plus ou moins longs suivant les espèces, se situent à la face ventrale. Une suture transverse sépare dorsalement la tête du thorax; elle suit ventralement le contour du fourreau des pièces buccales.

En arrière de cette partie céphalique, s'observent d'avant en arrière, les fourreaux des pattes 1 et 2, puis les fourreaux alaires qui se rejoignent sur la ligne médiane. Dorsalement, juste en arrière de la tête, on reconnaît une paire de stigmates pédonculés dont la structure sera précisée ultérieurement : ce sont les cornes respiratoires prothoraciques.

La région abdominale, mobile, comprend huit segments dont les six derniers, articulés les uns sur les autres, sont responsables des déplacements désordonnés de la nymphe, possibles dans certains cas . Un stigmate pédonculé de structure complexe, dont il sera question à propos des adaptations respiratoires, est localisé sur les plicatures de chacun des segments sauf le segment post-abdominal.

Un dimorphisme sexuel est décelable chez toutes les espèces au niveau de ce dernier segment abdominal. Il est plus prononcé chez certaines où les mâles adultes présentent un hypopygium particulièrement développé : *Megacyttarus crassirostris, Xanthempis trigamma* .

B - CARACTERES DIFFERENTIELS.

Les terminaisons sensorielles observées sont des *sensilla trichoïdea* et des *sensilla conica* réparties différemment sur le thorax et l'abdomen . Les *sensilla trichoïdea* sont localisées essentiellement sur le céphalothorax. Chez les *Empidinae* (fig.38), deux paires de soies apico-dorsales naissent dorsalement entre la ligne de déhiscence transverse et les tubercules basaux des fourreaux antennaires ; latéralement, deux paires, latéro-orbitales, sont situées en arrière des taches oculaires. Ventralement, une paire, infra-orbitales, se dresse à la base des tubercules infra-orbitaux. Il en existe encore sur le thorax : les soies thoraciques antérieures ; au niveau du mésonotum, immédiatement en arrière des cornes prothoraciques : les soies basales alaires, et enfin deux paires de soies mésonotales, une antérieure et une postérieure.

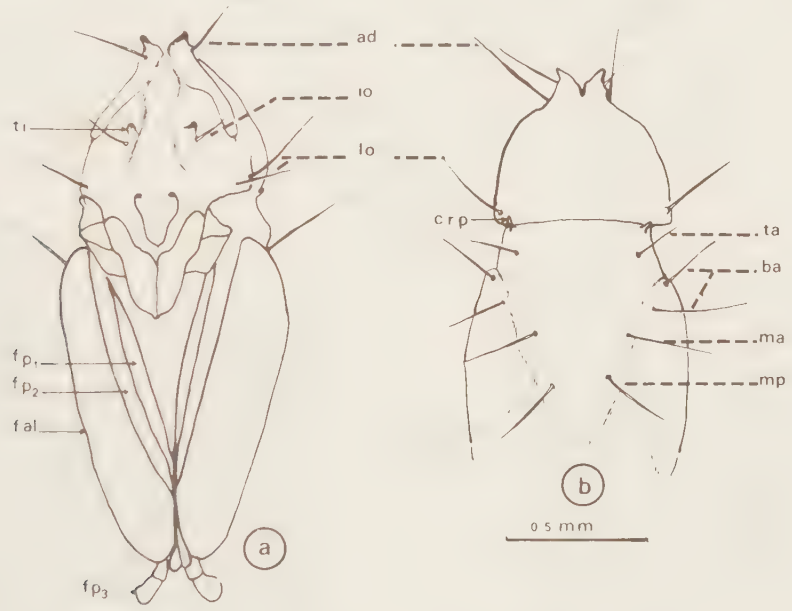


Fig. 38 - *Hilara nigrina* . Morphologie thoracique nymphale ; détail de la chétotaxie : a- face ventrale, b- face dorsale.
ad : soies apicodorsales ; ba : basales alaires ; crp : cornes respiratoires prothoraciques ; f al : fourreau alaire ; f p_1, p_2,p_3 : fourreaux des pattes 1,2,3 ; io : soie infra-orbitale ; lo : soies latéro-orbitales ; ma : mésonotale antérieure ; mp : mésonotale postérieure. ta :soie thoracique antérieure ; ti : tubercule infra-orbital.

La chétotaxie semble homogène chez la plupart des *Empidinae*,mais subit une réduction importante chez *Phyllodromia melanocephala* pour qui les *sensilla trichoïdea* ne sont pas visibles sur le thorax, seules sont observables, les soies apico-dorsales.

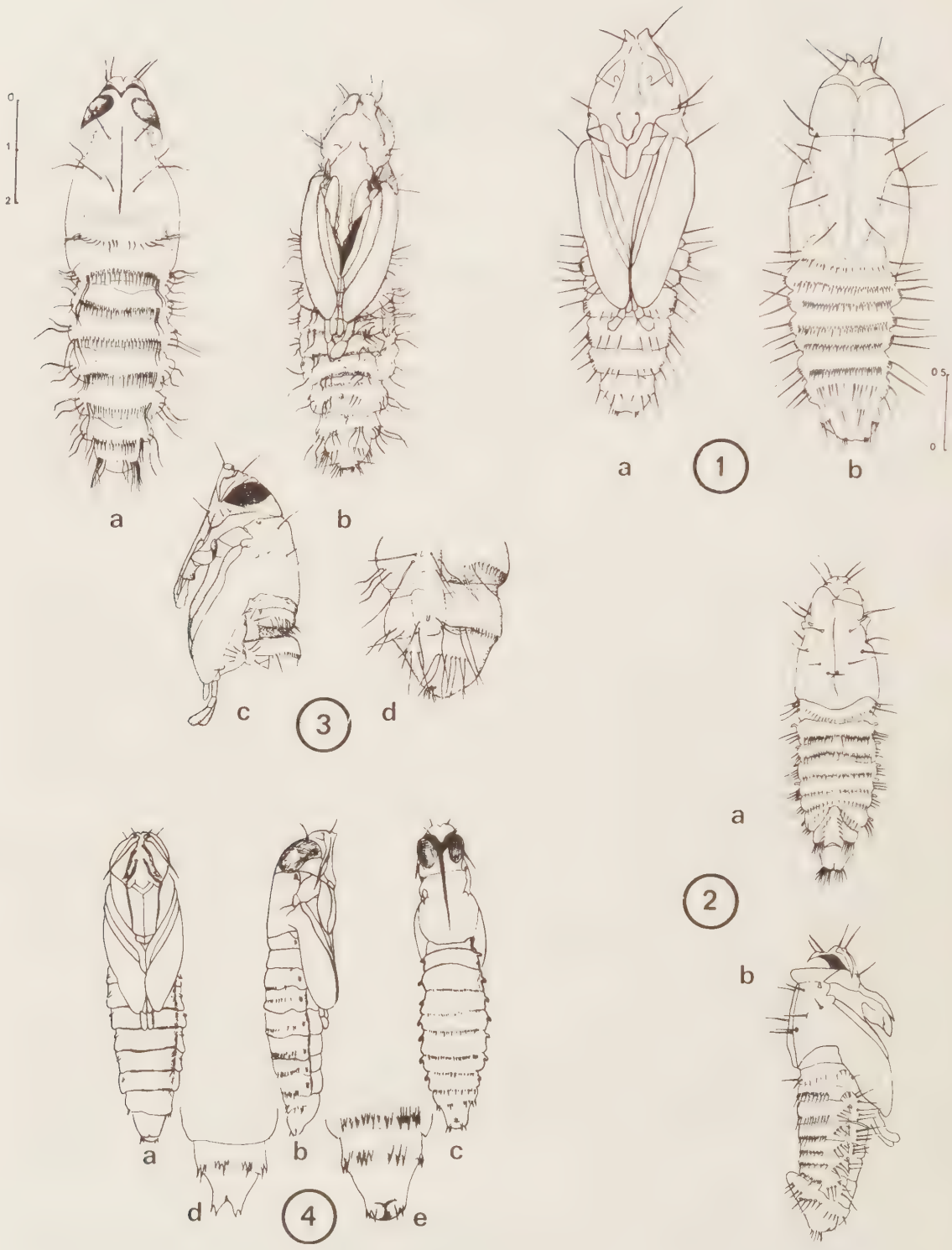


Fig. 39 - (1) *Hilara nigrina*, nymphe : a- vue dorsale, b- vue ventrale. (2) *Megacyttarus crassirostris*, nymphe : a- vue dorsale, b- vue latérale. (3) *Xanthempis stercorea* : a- vue dorsale, b- vue ventrale, c- vue latérale, d- extrémité abdominale du mâle. (4) *Phyllodromia melanocephala* : nymphe : a- vue ventrale, b- vue latérale, c- vue dorsale, d- extrémité abdominale,femelle, e- extrémité abdominale,mâle.

L'ornementation tégumentaire est beaucoup plus apparente sur les segments abdominaux et variable partiellement d'une espèce à l'autre.

L'ornementation des pleurites se compose d'épines très longues disposées en deux groupes de deux ou trois, l'un dorsal, l'autre ventral par rapport aux stigmates. Le tégument proprement dit comprend de fines écailles.

L'ornementation tégumentaire des sternites comprend essentiellement comme les pleurites, des épines très développées, en nombre défini, mais variable d'un segment à l'autre de chaque espèce. Ce nombre d'épines augmente généralement vers les segments postérieurs. Au niveau des tergites, le tégument présente souvent un assortiment d'excroissances allant,suivant les espèces,du minuscule éperon (*Pararhamphomia bicolor)* à l'épine très longue (*Xanthempis trigamma*) donnant alors un aspect hirsute à la nymphe (fig.39).

Les épines présentent toutes une base élargie, mais sans articulation, et sont hérissées secondairement de minuscules barbes (photo 2). Certaines d'entre elles, les plus longues généralement, possèdent à leur base une sensille en cône (*sensilla conica*) qui se trouve, de ce fait, protégée un peu de la même manière que les *sensilla obtectica* décrites chez les larves de Blattes (LEFEUVRE,1970). Leur présence et leur situation conduisent à leur attribuer un rôle de récepteur mécanique, ce que l'on peut relier à la très grande sensibilité des nymphes à la moindre stimulation de l'extrémité des épines abdominales.

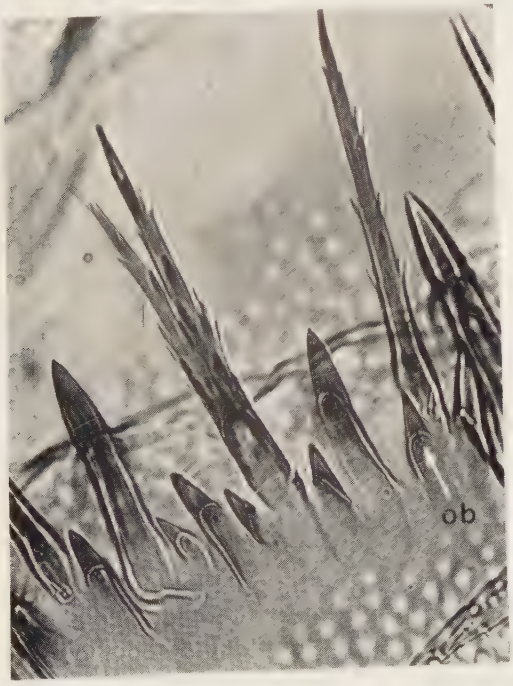


Photo 1 : Détail du tégument abdominal de *Hilara nigrina* (x 500).
ob : sensille de type *obtectica*.

Photo 2 : Sensille de type *obtectica* chez *Xanthempis stercorea*.

Planche V

1- *Hilara nigrina :* stigmate prothoracique (x 950).- 2- *Pararhamphomia barbata :* stigmate prothoracique (x 650).- 3- extrémité du stigmate prothoracique (x 1300).- 4- *Hilara nigrina* : stigmate abdominal (x 2300).- 5- *Pararhamphomia barbata :* stigmate abdominal (x 600).- 6- *Xanthempis stercorea :* fente stigmatique sur le stigmate thoracique (x 3500).- 7- *Phyllodromia melanocephala :* stigmate prothoracique (x 700).- 8- *Kriptempis livida :* stigmate prothoracique (x 450).- 9- *Xanthempis stercorea :* stigmate prothoracique (x 700).- 10- *Phyllodromia melanocephala :* stigmate abdominal (x 1350).- 11- *Kriptempis livida :* stigmate abdominal, (x 250).- 12- *Xanthempis stercorea :* stigmate abdominal (x 750).

1
2
3
4
5
F3
6
7
8
9
10
11
12

Pour ce qui est de l'appareil trachéen, la diversité de l'organisation mise en évidence chez les larves n'apparaît plus de manière aussi nette. En effet, chez toutes les espèces observées, qu'il s'agisse d'*Empidinae* ou de *Phyllodromia melanocephala (Hemerodromiinae)* il existe huit paires de stigmates fonctionnels, une paire thoracique et sept abdominales.

Cette homogénéité se retrouve aussi dans la structure anatomique des stigmates. D'une manière très générale, chacun d'eux se présente comme une digitation, faisant saillie soit sur le thorax, soit sur les pleures abdominaux. On distingue à son sommet une série de perforations, circulaires et peu nombreuses chez *Hilara nigrina* (Pl. V, 1, 4) légèrement allongées chez *Pararhamphomia barbata* (Pl. V, 2,3,5) et se présentant comme des fentes serrées les unes contre les autres chez *Xanthempis stercorea* et *Kriptempis livida* (Pl. V ; 8,9,10,11,12). Leur nombre varie de trois sur le stigmate prothoracique de *Hilara nigrina* à plus de trente cinq sur celui de *Xanthempis stercorea* ; chez cette dernière espèce, elles forment un fer à cheval dont les deux extrémités libres sont dirigées vers la base du stigmate. A ce niveau, un orifice semble exister ; en réalité, il s'agit de la cicatrice exuviale caractéristique du type panorpoïde.

En coupe longitudinale, l'anatomie microscopique montre la trachée faisant place à la chambre stigmatique envahie très généralement et, en particulier, chez *Pararhamphomia barbata,* par un enchevêtrement de nombreuses excroissances qui s'orientent à la périphérie perpendiculairement au tégument. A ce niveau, des fentes mettent la chambre stigmatique en communication avec le milieu extérieur. Il ne s'agit donc pas, d'une branchie stigmatique ou d'un plastron, mais d'un stigmate permettant à l'air atmosphérique de pénétrer directement dans le système trachéen (Pl. IV, 7a,b,c). A la base du stigmate, la trachée vient au contact de l'épaississement cicatriciel.

°
° °

Il semble donc que les degrés différents de spécialisation des larves d'*Empidinae* à la vie aquatique s'atténuent au moment de la nymphose. Ceci, ne peut s'expliquer que par la connaissance des conditions de milieu, et, en particulier, l'état hydrique des biotopes fréquentés au moment de la nymphose de chaque espèce. Ceci suppose donc, en définitive, avant de pouvoir interpréter nos résultats morphologiques et anatomiques de mener à bien une étude éco-éthologique sur ces mêmes espèces.

Deuxième Partie

CONTRIBUTION ECO-ETHOLOGIQUE

CHAPITRE IV
RECHERCHES ÉCOLOGIQUES SUR LES GITES LARVAIRES ET LES LARVES.

Les divers groupes taxonomiques de Diptères édaphiques n'ont pas permis un égal développement des recherches écologiques . En raison de leur abondance dans certains types de sol, les *Tipulidae* et les *Limnobiidae* sont depuis longtemps, parmi les mieux connus ; mais aussi grâce à des travaux récents (FREEMANN, 1963,1968 ; HADLEY, 1969). On peut y ajouter quelques autres familles, dont les *Sciomygidae* (BRATT et KNUTSON, 1969). Nous avons déjà souligné dans le précédent chapitre que la diagnose, difficile, des formes larvaires constitue le principal obstacle à un tel travail. Cependant, diverses méthodes permettent quelques progrès de nos connaissances.:

-- mise en élevage au laboratoire de larves récoltées dans la nature et détermination ultérieure des imagos.

-- mise en place sur le terrain de "nasses d'émergences" qui recueillent tous les Insectes sortant du sol sur une surface définie (TURNOCK,1957 ; HADLEY, 1969).

Cette dernière méthode, malgré quelques difficultés d'application donne a posteriori pour les formes larvaires et nymphales une interprétation fidèle d'un peuplement à l'époque de la mue imaginale. Si quelques espèces de *Bibionidae* sont parfois très abondantes et constituent une part prépondérante de la biomasse pour certains types d'humus (D'AGUILAR et BESSARD 1962), d'autres espèces, appartenant aux *Mycetophilidae* et aux *Sciaridae* jouent un rôle non négligeable dans la dégradation de la litière. Si l'on excepte les *Limnobiidae*, toutes les familles les mieux connues sont des consommateurs primaires à l'état larvaire. Les prédateurs, dont les *Empididae* font partie, forment tout naturellement des populations beaucoup moins denses, et en conséquence moins aisées à définir. Malheureusement, depuis les premières contributions dues à BELING (1882) les renseignements de nature écologique sont difficilement généralisables, car ils se rapportent le plus souvent à des récoltes

occasionnelles rarement accompagnées de mesures précises des conditions du milieu.

Dans le présent travail, nous avons tenu,au contraire,à caractériser les milieux. S'il n'est pas possible de définir d'emblée tous les facteurs qui jouent un rôle important dans la répartition des espèces, il est toutefois aisé de préciser quelques-unes des conditions externes qui, directement ou indirectement, peuvent être considérées comme essentielles.

Une des premières tâches a été de définir au mieux les localités dans lesquelles nous avons rencontré des gîtes larvaires. Suivant en cela RIOUX (RIOUX, CORRE, DESCOUS, 1968) sur la recherche des gîtes larvaires de *Ceratopogonidae*, nous avons considéré la végétation comme un repère indispensable. Cependant, il nous a paru fondamental d'y ajouter la description du profil pédologique, l'analyse texturale, la détermination de la teneur en matière organique, le pH, et enfin le rapport C/N des sols étudiés. DUCHAUFOUR(1965) insiste sur la valeur de ce dernier paramètre pour une bonne définition de type d'humus au niveau des prélévements. En plus des paramètres énumérés ci-dessus, la dynamique de l'eau dans le sol reste un des facteurs les plus déterminants dans la répartition des espèces. VANNIER (1968) a traité ce problème de manière très précise pour quelques micro-Arthropodes (Collemboles et Acariens). Nous avons tenté de reprendre dans le même esprit, quelques-unes des méthodes de l'auteur, et de les transposer aux Diptères. Bien entendu, l'appréciation de la teneur en eau, comme celles de la température et de l'hygrométrie ne fournissent de résultats utilisables que si les mesures sont échelonnées tout au long de la période du développement larvaire. Par ailleurs, l'expression de la teneur en eau par rapport au poids sec de terre, bien que souvent utilisée, ne rend pas possible la comparaison entre les sols de types et de densités différentes. C'est pourquoi, tout en indiquant la valeur du poids sec à 110° C, nous avons, dans ce travail, exprimé l'eau totale d'un sol à un moment donné, en pourcentage de sa porosité totale moyenne. Cette dernière valeur a été établie pour chaque mesure sur 40 échantillons dans chaque station.

L'énergie de rétention en eau (voir page 191) fournit également une indication sur la nature exacte des conditions de vie dans un sol (RAPOPORT et TSCHAPECK,1967). Elle a été déterminée par la méthode de la "presse à plaque poreuse " jusqu'à pF = 3 (1). Pour chaque station, une courbe de référence, obtenue à partir de quarante échantillons, à pF = 2 (100 g/cm2), pF = 2,7 (500 g/cm2), pF = 2,85 (750 g/cm2) et pF = 3 (1000 g/cm2), permet

(1) Le pF exprime l'énergie de rétention en logarithmes décimaux de la pression en gramme/cm2.

d'exprimer en " atmosphères" des mesures pondérales ultérieures effectuées tout au long du cycle saisonnier. Elle permet aussi d'apprécier en atmosphères" *la capacité au champ*"lui donnant ainsi,dans chaque cas, des limites beaucoup plus précises.

A la suite de notre analyse des conditions écologiques caractérisant les sols où nous trouvons les larves, il nous semble fondamental de réaliser une étude précise de l'écologie et de l'éthologie des adultes (FREEMANN 1967, 1968) dont dépend en définitive la première localisation édaphique des formes jeunes.

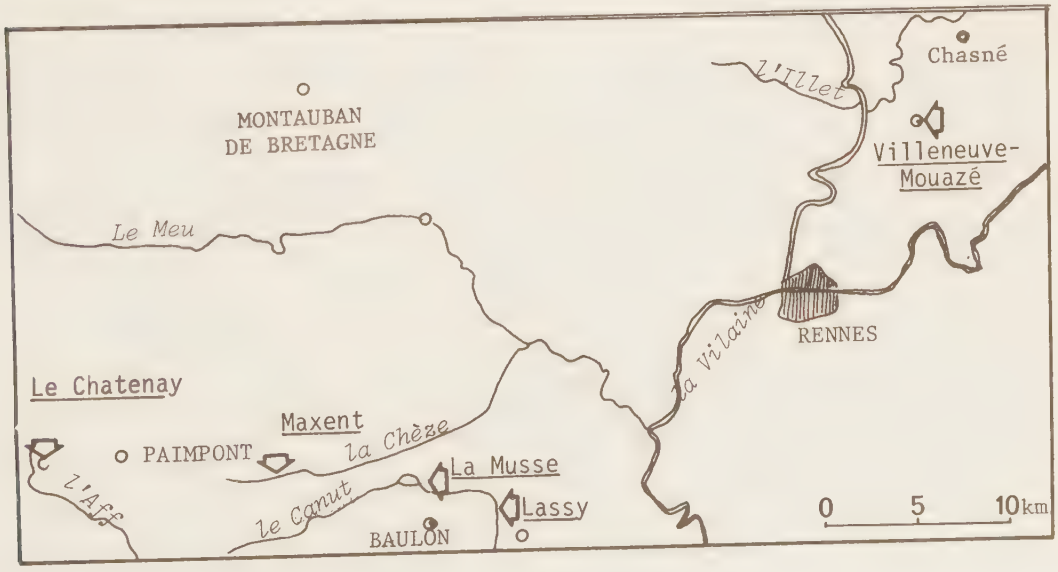
I - CARACTERISATION DES STATIONS.

La recherche des gîtes larvaires commencée en 1962 (TREHEN, 1962, 1965, 1968) s'est poursuivie jusqu'en 1969 en utilisant des méthodes et des moyens différents :

-- *extraction de la faune par la méthode de* TULLGRENN, *méthode de lavage* (TREHEN 1968) ;

-- *nasses d'émergences pendant les années 1967, 1968, 1969.*

L'extraction de la faune par la méthode de TULLGRENN (1917) ou de lavage, nous a obligé à effectuer un grand nombre de prélèvements dans certaines localités dont il serait trop long de rapporter ici les caractéristiques exactes : ruisseau de Saint-Sulpice, Baulon, Chasné, Maxent etc... D'autres localités : Lassy, Le Chatenay, Villeneuve-Mouazé ont été suivies de manière constante pendant plusieurs années, nous y avons étudié les populations larvaires, et aussi les populations d'imagos ; c'est pourquoi, nous leur consacrons une description précise.



Plan de description.

De manière à ce que nos relevés puissent être reconnus et classés sans ambiguité, nous avons adopté dans les deux localités principales du Chatenay et de Mouazé, le même plan de description pour chacune des stations. Les termes de ces descriptions sont empruntés au " Code pour le relevé méthodique de la végétation et du milieu " (EMBERGER,1968 et All.)

a - Structure globale de la végétation :

- description et recouvrement de chaque strate,
- couvert angulaire.

b - Liste floristique et caractères phytosociologiques des strates II et parfois I :

- recouvrement,
- abondance numérique,
- répartition.

c - Etude édaphique :

- profil pédologique,
- structure,
- texture, fraction grossière, fraction fine,
- carbone - matière organique - rapport C/N - pH.

Ce plan de description bien que très incomplet permettra de bien situer nos résultats et leur donne de ce fait une plus grande possibilité d'exploitation par comparaison avec des travaux menés dans d'autres régions climatiques. Il semble important de rappeler à ce propos les codes auxquels nous nous référerons dans nos descriptions :

- Structure globale de la végétation :

Strates	Limites
I	0 à 5 cm
II	5 à 25 cm
III	25 à 50 cm
IV	50 à 100 cm
V	1 à 2 m
VI	2 à 4 m
VII	4 à 8 m

Code	Couvert angulaire au niveau de la strate II.
0	On voit moins de 1/8ème de la voûte céleste.
1	1/8 de la voûte céleste est visible.
2	2/8 de la voûte céleste sont visibles
3	3/8 de la voûte céleste sont visibles
4	4/8 " " "
5	5/8 " " "
6	6/8 " " "
7	7/8 " " "
8	8/8 " " "

- Liste floristique : par strates I, II, III etc...
  : par surface de relevé (1 m2 dans notre étude)
  - L'abondance numérique a été donnée en valeur exacte,
  - Le recouvrement en pourcentage de la surface du relevé.

Code	
0	0,09 %
1	1 à 3,9 %
2	4 à 8,9 %
3	9 à 15,9 %
4	16 à 24,9 %

Code	
5	25 à 35,9 %
6	36 à 48,9 %
7	49 à 63,9 %
8	64 à 80,9 %
9	+ 81 %

- Répartition :

Code	
1	Répartition régulière
2	Localisée
3	Espèce à la périphérie du relevé
4	Espèce au centre du relevé
5	Individus isolés.

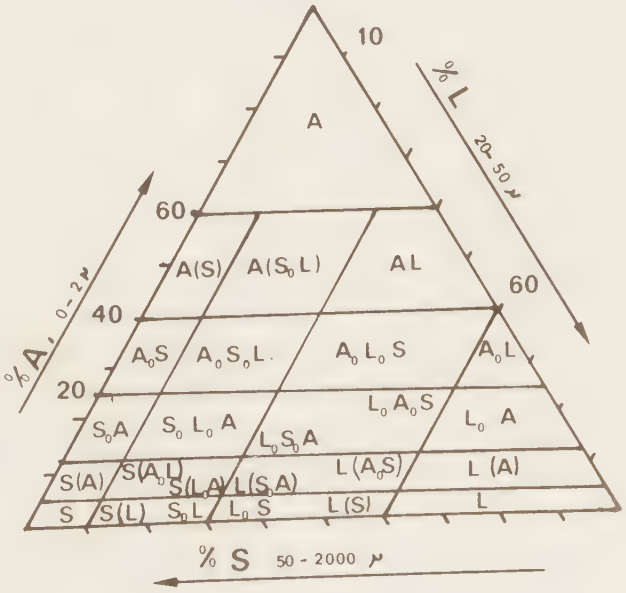
- Analyse texturale :

Fraction grossière : Les éléments de diamètre supérieur à 2mm ont été pesés et les résultats exprimés dans nos tableaux en pourcentage du poids total de sol prélevé, séché à l'air. Nous avons distingué dans nos descriptions :

- gravillons 2 à 5 mm (gr)
- petits cailloux 2 à 5 cm (pcx)
- cailloux au-dessus de 5 cm.

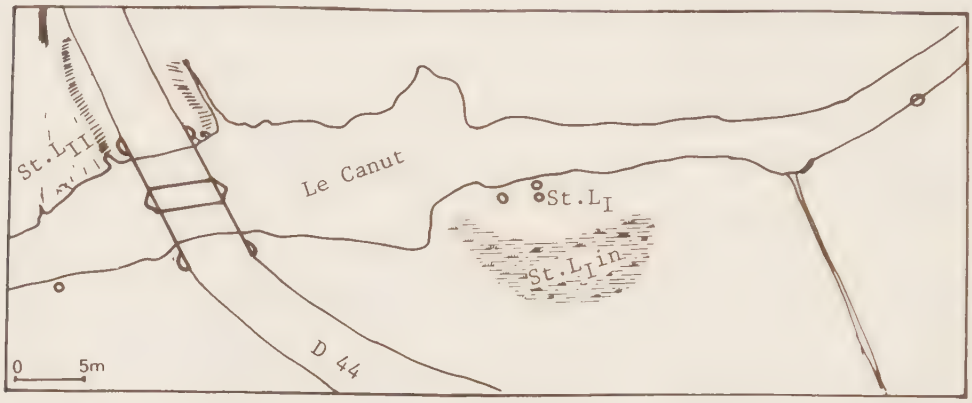
Fraction fine : L'appréciation de la teneur en argile, limon et sable se fait à l'aide du triangle de HENIN et Coll.(1960) modifié en 1965 par WACQUANT.

A : argileux
S : sableux (Sr)
sablonneux (Sn)
Ao : argilo
Lo : limono
So : sablo (Sr)
ou sablono (Sn).



LOCALITE DE LASSY.

A quatre kilomètres de Goven , elle est située sur le cours de la rivière Le Canut dont la vallée, profonde est creusée dans les schistes pourprés cambriens. Cette station présente sur 100 mètres une diversité remarquable des milieux (TREHEN, 1966,1968).



La rivière de deux à trois mètres de largeur est orientée Nord-Sud. Elle est abritée par un taillis à *Salix aurita, Salix alba,* ainsi que *Crataegus monogyna, Prunus spinosa et Rubus* sp. Son cours s'élargit en amont du pont et sa largeur atteint alors cinq à six mètres ; elle reprend ensuite très rapidement sa largeur initiale.

Nos recherches et observations portent essentiellement sur la prairie humide de la rive gauche en amont (Station L I), et sur la station L II de la rive droite en aval du pont.

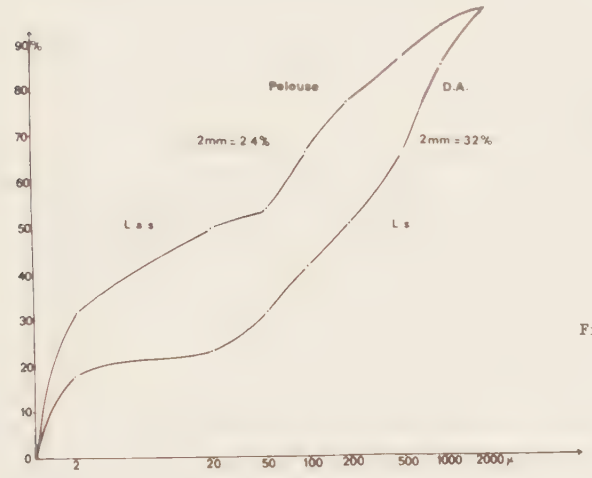
Station L.I.

Cette pelouse humide, pâturée, longe la rive droite du Canut sur 50 mètres. Le profil concave de cette prairie ménage une zone centrale, plus hydromorphe, régulièrement inondée chaque hiver (1 in) . En bordure du ruisseau, la strate VII (arborescente) se compose de chênes pédonculés. Ces arbres entretiennent une litière de feuilles. A cet endroit, le profil pédologique comprend un horizon (Ao) à structure fibreuse, épais de 3 cm, il surmonte un A_1 épais de 6 à 7 cm lessivé en profondeur qui repose lui-même sur un pseudogley (Bg). La zone inondée montre un horizon Ao et A_1 beaucoup moins importants sur un sol à pseudogley de 20 cm, puis un gley.

Texture : L'analyse granulométrique révèle d'après le triangle de HENIN, une texture limoneuse argilo sableuse (L.a.s) ; le pH compris entre 5 et 5,7 est moyennement acide.

Station L. II.

En aval du pont, la rive droite est enrichie en graviers, sables et limons grossiers par les apports des eaux de ruissellement d'hiver.



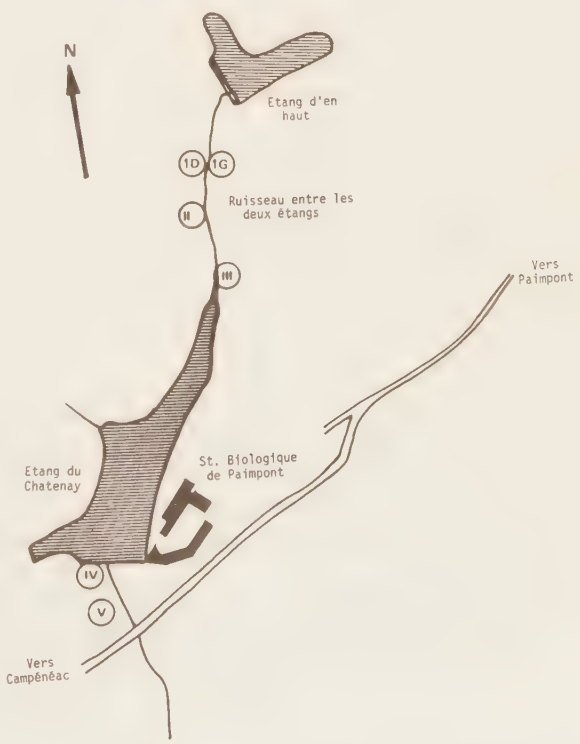
Texture : Limono-sableuse. Cette station montre un appauvrissement en argile, caractéristique des rives de ruisseaux (fig.40).

Fig. 40 - Courbes granulométriques cumulatives en coordonnées semi-logarithmiques.
Pelouse : St. L I.- D.A. : St. L II.- L.a.s.: limono-argilo-sableux.- L.s. : limono sableux.

LOCALITE DU CHATENAY.

Elle est située sur le territoire de la Station Biologique de Paimpont, au niveau des ruisseaux qui donnent naissance quelques centaines de mètres en aval, à la rivière l'Aff.

Le réseau hydrographique comprend deux étangs : l'étang d'en haut et plus en aval, l'étang du Chatenay, de plus grande superficie. Un ruisseau, le ruisseau "entre les deux étangs",réunit ces deux réservoirs artificiels. De l'étang du Chatenay, un déversoir donne naissance à ce qui constitue plus au sud, la majeure partie du cours de l'Aff.



L'ensemble des étangs et des ruisseaux est situé dans une vallée encaissée, creusée dans les schistes pourprés cambriens et orientée Nord-Est / Sud-Ouest . Cinq stations différentes y ont été suivies pendant plusieurs années consécutives ; trois sur le cours

du ruisseau entre les deux étangs : Station I, rive droite ; Station I , rive gauche; Station II ; une à l'extrémité nord de l'étang du Chatenay : Station III, Queue d'étang ; une autre sur la digue de ce même étang : Station IV ; enfin une dernière en contre bas de cette digue en un lieu humide et de faciès très caractéristique: Station V .

STATION I : Ruisseau entre les deux étangs.

Cette station, située très en amont sur le cours du ruisseau "d'entre les deux étangs " a été subdivisée en deux sous-stations ; rive droite (I D) et rive gauche (I G).

Sous-Station I D :

Il s'agit d'une clairière de 6 mètres de profondeur et autant de large, maintenue presque toute l'année dans des conditions de très forte humidité, par une résurgence ainsi que par les eaux de ruissellement.

La structure globale de la végétation comprend une strate muscinale I se composant essentiellement de Sphaignes ; une strate II, herbacée dont les espèces les plus caractéristiques sont sur 1m2 :

Espèces	Abondance numérique	Recouvrement	Répartition
Mentha aquatica	31	36 à 48 % (6)	localisée (2)
Ranunculus repens	19	9 à 15,9 % (3)	localisée (2)
Stellaria uliginosa	27	16 à 24,9 % (4)	localisée (2)
Glyceria fluitans	8	10 à 15 % (3)	répartition périphérique
Holcus lanatus	35	10 à 15 % (3)	localisée

Les strates IV et V sont représentées par un taillis à *Salix aurita, Sarothamnus scoparius, Betula pubescens et Rubus sp.*

Le couvert angulaire de cette station est de 3 au niveau de la strate II, (environ 3/8 ème de la voûte céleste restent visibles).

Etude édaphique : Un horizon superficiel (A_o, A_1) épais de 7 à 8 cm est enrichi en débris organiques fins ainsi qu'en éléments colloïdaux, entraînés par les eaux de ruissellement . Cet horizon très hydromorphe présente une

structure faiblement agrégée et spongieuse. Il repose sur un horizon B, tendant au pseudogley et reposant directement sur les schistes pourprés. L'épaisseur totale de ce sol ne dépasse jamais 50 cm.

L'analyse texturale révèle un sol limono-sablo-argileux, à forte teneur en matière organique fine, et à faible activité biologique. Cet humus est à rapprocher d'un *moder* ou même d'un *mor* très hydromorphe.

Fraction grossière en % du poids sec	Sables	Limons	Argiles	C	C/N	M.O.	pH
7 à 11 %	36 (42)	33,50 (40)	16,10 (18)	65,5	20	11,30	4,7 à 5,2

En profondeur, cinq à dix centimètres au-dessus de la roche mère, la fraction grossière devient plus importante et témoigne d'une circulation d'eau active.

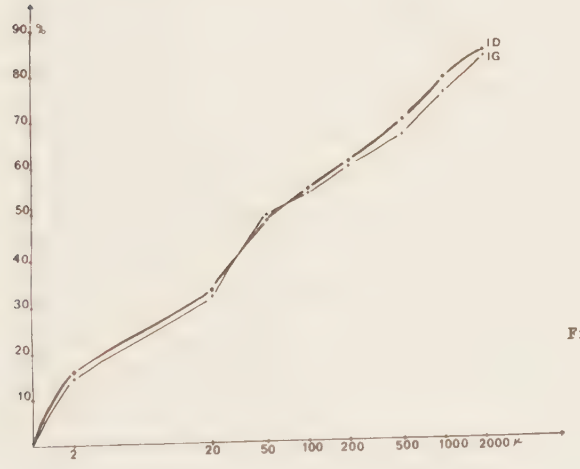


Fig. 41 - Courbes granulométriques cumulatives en coordonnées semi-logarithmiques.
I.D. : rive droite.- I.G. : rive gauche.

Sous-Station I G :

Diffère de la précédente par la composition des strates I et II , ainsi que par son profil pédologique.

Relevé floristique (sur 1 m2) :

Strate I : couverte à 60 % par *Hydrocotyle vulgaris* et *Polystichum spinulosum*.

Strate II :

Espèces	Abondance numérique	Recouvrement	Répartition
Holcus lanatus	?	65 à 80 %	régulière (1)
Juncus effusus	13	5 %	isolés (4)
Stellaria uliginosa	4	-	isolée
Lysimachia nemorum	5	-	isolée
Oenanthe peucedanifolia	1	-	isolée
Ranunculus repens	2	-	isolée

Les strates IV et V sont semblables à celles de la Station I D.

Etude édaphique : L'épaisseur du sol (à peine 15 cm) est beaucoup plus faible que celle de la rive droite. Le profil pédologique comprend une litière à dégradation très lente et de structure fibreuse. Cette litière recouvre un sous-sol de texture limono-sablo-argileux à très forte proportion d'éléments grossiers (petits cailloux et cailloux moyens).

Fraction grossière en % du poids sec	Sables	Limons	Argiles	C	C/N	M.O.	pH
41,9 %	35 (42)	33,3 (40)	16 (18)	10,2	28	14	4,2 à 4,7

L'analogie entre le type d'humus présent en I.D. et un *mor* hydromorphe s'explique par la valeur du C/N.

STATION II : Ruisseau entre les deux étangs.

Elle se trouve sur le ruisseau " d'entre les deux étangs" à une dizaine de mètres en aval de la précédente.

La structure globale de la végétation y est tout à fait semblable bien que le couvert angulaire de la strate II soit plus faible qu'en station I, 5/8ème de la voute céleste sont visibles au niveau de la strate II,

Un relevé floristique sur 1m2 donne toutefois des résultats quelque peu différents de celui de la station I ; en particulier par la présence de *Agrotis canina*.

Espèces	Abondance numérique	Recouvrement	Répartition
Strate I *Hydrocotyle vulgaris*	321	36 à 48 %(7)	régulière (1)
Strate II *Agrotis canina*	-	36 à 48 %(7)	localisée (2)
Juncus effusus	392	25 à 35 %(6)	régulière (1)
Holcus lanatus	74	1 à 3,9%(1)	localisée (2)
Ranunculus flammula	7	-0,9 % (0)	isolée (5)
Juncus sylvaticus	2	-	isolée

Les strates IV et V ne présentent pas d'originalité par rapport à la station précédente.

Etude édaphique : La structure particulaire du sol est révélatrice de son hydromorphie. Les différents horizons ne sont pas séparés par des limites bien nettes, c'est ainsi que l'on passe graduellement d'un horizon de surface riche en limons et en débris organiques fins à un horizon enrichi en sables grossiers, puis en graviers. La roche-mère est située à une quinzaine de centimètres. Il s'agit d'un profil de type A C , d'origine alluviale.

Fraction grossière en % du poids sec	Sables	Limons	Argiles	C	C/N	M.O.	pH
36	62,23 (68,4)	20,19 (22)	9,06 (9,96)	5,39	21,56	9,27	4,5 à 4,8

L'analyse texturale donne en surface un sable limono-argileux. L'importance du rapport C/N indique comme dans les biotopes précédents une activité biologique très faible, proche d'un *moder* ou même d'un *mor* (fig.42).

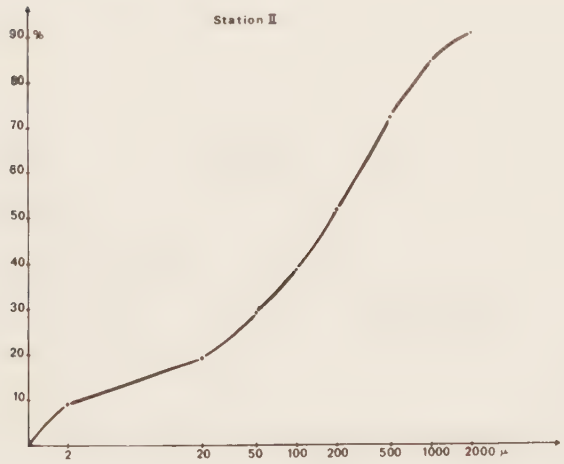


Fig. 42 - Courbe granulométrique cumulative en coordonnées semi-logarithmiques.

STATION III : Queue d'étang.

Cette station, hétérogène si l'on se rapporte à la végétation et aux caractéristiques pédologiques, représente une certaine unité par sa situation, à l'embouchure du ruisseau dans l'étang du Chatenay. A ce niveau, le ruisseau est bordé sur sa rive droite par une pelouse humide à *Agrotis canina*, dont le profil légérement concave rappelle beaucoup la station I de Lassy.

La rive gauche constitue la queue d'étang. Au niveau où nous avons effectué nos prélévements, il existe une pente assez forte de 5 à 6 % vers le ruisseau. Cette pente donne aux eaux de ruissellement une importance primordiale aussi bien sur les profils pédologiques que sur les variations saisonnières des conditions du milieu.

Les différentes strates de végétation sont semblables à ce qui a été décrit dans les stations précédentes.

Le couvert angulaire, au niveau de la strate II, est très faible (6 à 7) ce qui revêt une grande importance à cause de l'exposition du biotope au sud.

Les relevés floristiques montrent un passage progressif depuis une zone inondable caractérisée par *Helodes palustris*, à une pelouse hygrophile à *Holcus lanatus* et *Juncus effusus*.

Relevé floristique sur 1m2 au niveau des nasses d'émergence.

Espèces	Abondance numérique	Recouvrement	Répartition
Strate I *Hydrocotyle vulgaris*	indéter-minée	50 à 60 %(7)	régulière (1)
Strate II *Holcus lanatus*		9 à 15 %(3)	localisée
Juncus effusus		16 à 24 %(4)	régulière
Mentha sp.	41	4 à 8,9%(2)	localisée
Carum verticillatum	65	4 à 8,9%(2)	localisée
Cirsium anglicum	28	1 à 3,9%(1)	périphérique
Stellaria uliginosa	16	1 à 3,9%(1)	périphérique
Plantago lanceolata	1		isolée
Ranunculus repens	1		isolée
Ranunculus flammula	1		isolée

A la périphérie de ce relevé, dans la partie inférieure de cette station, notons la présence de *Helodes palustris* : preuve de l'hétérogénéité de cette station.

Etude édaphique : Rive droite : Pelouse humide .

On y distingue un horizon superficiel riche en matière organique fine et à très faible activité biologique. Sa texture est limono-argileuse, ce qui place ce type de milieu à l'écart des stations I et II . Cet horizon fait place en profondeur à un horizon compact et tourbeux.

Fraction grossière en % du poids sec	Sables	Limons	Argiles	C	C/N	M. O.	pH
5,8	12,57 (17,60)	43,08 (60,32)	16,44 (23,02)	12,30	27,5	21,10	4,2 à 4,5

L'importance du rapport C/N et l'acidité nous rapprochent dans cette prairie des conditions d'un *mor* tourbeux.

Rive gauche :

Profil : un horizon A possède une couche épaisse de deux à trois centimètres ; il passe en profondeur à un horizon A_1 (argilo-limono-sableux, riche en débris organiques fins. La structure particulaire de ce sol rappelle son caractère très hygromorphe, bien qu'il n'existe pas d'horizon Bg à pseudo-gley. Ce dernier point est dû à la très faible épaisseur du sol : à peine 50 cm. Au contact des schistes pourprés, la texture montre un enrichissement en cailloux petits et moyens, elle demeure toutefois argilo-lomono-sableuse.

Fraction grossière en % du poids sec	Sables	Limons	Argiles	C	C/N	M.O.	pH
9 à 41	20,6 (24,3)	39,65 (47,9)	21,4 (25,9)	7,5	24	13	4,5 à 5,2

Les caractéristiques montrent une parenté de cet humus avec un *mor* ou un *moder* très hygromorphe. (fig. 43).

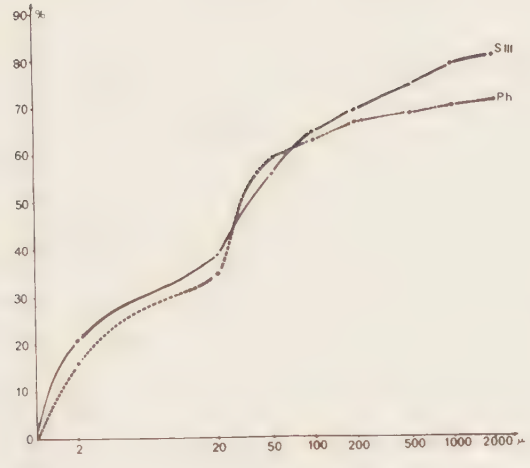


Fig. 43 - Courbes granulométriques cumulatives en coordonnées semi-logarithmiques.
S III : station III ; Ph : prairie humide.

Dans sa partie supérieure, la station est enrichie en surface par des gravillons et sables grossiers recouvrant sur quelques millimètres le sol tel que nous l'avons décrit. Cette couche est due à l'existence pendant l'hiver d'un ruisseau formé par les eaux de ruissellement.

STATION IV : Digue du Chatenay.

Cette station diffère totalement des trois précédentes ; il s'agit d'une digue artificielle très ancienne formant barrage. Elle est faite de terre argileuse liant des blocs de schistes rouges. La station IV à l'ouest de cette digue, comprend deux zones quelque peu différentes par le couvert angulaire et la topographie, mais n'ayant pas justifié la division en deux stations distinctes.

Zone 1 : Il s'agit essentiellement d'une pelouse à *Poa trivialis* , *Conopodium denudatum et Ranunculus bulbosus*. Les strates V et VI sont constituées d'un taillis à *Crataegus monogyna*, enfin la strate VII est caractérisée par *Quercus pedonculata* et *Pirus communis*. Couvert angulaire : 5-6.

Espèces recueillies sur 1 m2 (Mai 1969).

Espèces	Abondance numérique	Recouvrement	Répartition
Strate II *Poa trivialis*		80 % (9)	régulière (1)
Senecio denudatus	13	9 à 15 % (3)	régulière (1)
Ranunculus bulbosus	8	4 à 8,9 % (2)	régulière (1)
Cynosurus cristatus	6	1 à 3,9 % (1)	isolée (4)
Dactylis glomerata	5		isolée (4)
Cardamine pratensis	1		isolée (1)
Lotus corniculatus			isolée (4)
Cerastium triviale			isolée (4)

Strates V et VI : liste floristique :

Crataegus monogyna,
Rubus sp.
Prunus spinosa,
Ulex europaeus,
Sarothamnus scoparius.

Strates VII :

Quercus pedonculata,
Pirus communis.

Zone 2 :

Elle présente une végétation au recouvrement incomplet dû à l'apparition d'une litière foliacée. Couvert angulaire = 2/8 ème.

Relevé floristique sur 1 m2 :

Espèces	Abondance numérique	Recouvrement	Répartition
Dactylis glomerata		35 % (5)	localisée (2)
Conopodium denudatum	17	4 à 8,9% (2)	localisée (2)
Hedera helix			isolée (4)
Rosa canina	2		isolée (4)
Ranunculus repens	1		isolée (4)
Geranium robertianum	1		isolée (4)
Endymion nutans	1		isolée (4)

Caractères édaphiques :

- Le profil édaphique comprend dans l'une et l'autre des deux zones les mêmes horizons ; leur épaisseur variant de l'un à l'autre,

- Un horizon A_0 (2 à 3 cm) présente une litière aérée et plus foliacée dans la zone 2 ; il en résulte une plus grande importance de la couche humifère.

- Un horizon A_1 (4 à 12 cm) de structure grumeleuse, passe graduellement au substrat constituant la digue. Notons la couleur générale plus foncée dans la zone 2, elle rappelle un profil de sol brun classique des forêts de feuillus de nos régions.

- L'analyse texturale révèle dans l'une et l'autre des zones un horizon A_1 limono-argilo-sableux, alors que le substrat plus profond de la digue atteint une texture argileuse (sablo-limoneuse). La fraction grossière composée de cailloux moyens et petits forme,ici, une forte proportion des éléments figurés de ce sol (fig. 44).

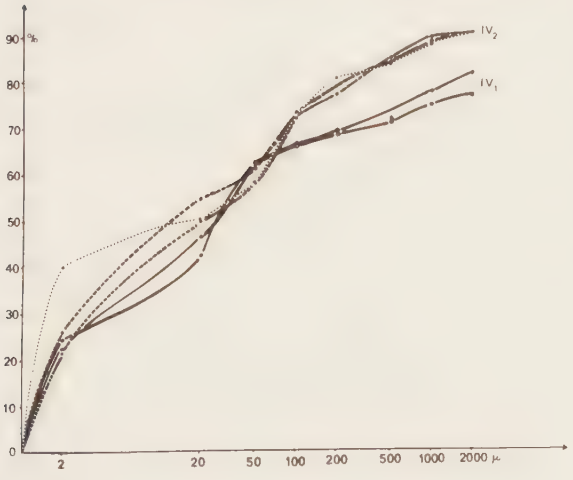


Fig. 44 - Courbes granulométriques cumulatives en coordonnées semi-logarithmiques.
IV 1, IV 2 : station IV, zones 1 et 2.

Fraction grossière en % du poids sec	Sables	Limons	Argiles	C	C/N	M.O.	pH
Zone 1							
13,4	33,40 (36,7)	37,4 (41,16)	20,2 (22,2)	5,13	16	8,8	5,7 à 5,2
Zone 2							
24,9	19,7 (23,6)	41,9 (50,25)	20,45 (24,50)	10,64	15	18,3	5,4
Substrat							
18,3	31,07 (34,1)	19,9 (21,9)	40,4 (44,4)				

Le profil décrit par la présence d'un A_0 au-dessus de A_1, le rapport C/N voisin de 15 , nous rapprochent d'un humus de type *moder*, à la limite du *mull*. Il diffère fondamentalement des autres stations aussi bien par ce caractère que par sa texture et surtout son absence totale d'hydromorphie.

STATION V : Le Moulin.

Il s'agit d'une saussaie bien caractérisée, avec en particulier, *Salix aurita* et *Betula pubescens*. Cette station est située en contre-bas et au sud de la digue de l'étang du Chatenay.

La couverture angulaire au niveau de la strate II est de 4. La strate II possède un recouvrement d'environ 50 %.

Relevé floristique sur 1 m2 :

Espèces	Recouvrement	Répartition
Galium palustre	20 % (4)	régulière (1)
Holcus lanatus	20 % (4)	localisée (2)
Hydrocotyle vulgaris	3 % (1)	localisée (2)
Plantago lanceolata	3 % (1)	localisée (2)
Urtica dioïca		isolée (4)
Mentha sp.		isolée (4)
Juncus effusus		à la périphérie (3)
Myosotis sp.		" "
Stellaria uliginosa		" "

Etude édaphique :

Un horizon A_0 se compose d'une litière fibreuse enrichie de quelques éléments foliacés. Cet A_0 fait place en profondeur à un A_1 limono-argilo-sableuse, structure particulaire enrichie en matière organique par des particules organiques fines, témoignant là aussi d'une faible activité biologique.

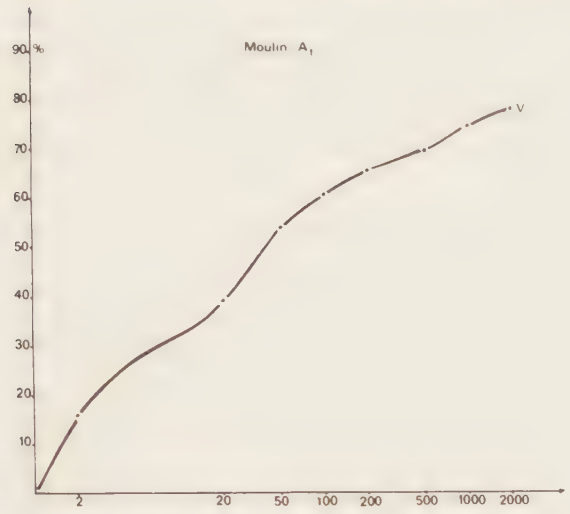


Fig. 45 - Courbe granulométrique cumulative en coordonnées semi-logarithmiques.

Un horizon Bg de quelques centimètres montre des concrétions de fer ferriques très importantes qui témoignent des fluctuations saisonnières importantes des conditions hydriques de ce sol hygromorphe.

Un horizon C se compose de cailloux et de sables grossiers.

+ 2mm	Sables	Limons	Argiles	C	C/N	M.O.
A_1 10 % (variable)	24,7 % (31,2)	37,3 % (47,03)	16,8 % (21,2)	16,2 %	23 %	22 %

L'importance du rapport C/N et de l'horizon A_1 nous font considérer cet humus de surface comme un *mor* hydromorphe.

LOCALITE DE VILLENEUVE-MOUAZE.

Il s'agit de deux prairies naturelles à l'est et à l'ouest de la route départementale n° 97 se dirigeant de RENNES vers SAINT-SULPICE-LA-FORET, à 13 kilomètres au nord de RENNES. Ces deux prairies font partie d'un ensemble traversé d'est en ouest par un ruisseau. Le relief général concave crée une région centrale marécageuse qui passe insensiblement vers le nord et le sud à une succession de zones végétales différentes, aisément mises en évidence par la méthode des transects.

La prairie,située à l'est de la route,est limitée au nord par un bois de feuillus ;elle passe vers le centre à une région humide et submergée l'hiver.

La prairie ouest est limitée au sud par un talus très ancien sur lequel poussent des chênes. Ce talus permet le passage en quelques mètres de la pelouse hygrophile à une unité floristique intermédiaire entre la pelouse et la lande mésophiles. Dans cette même prairie, la pelouse mésophile à *Agrostis stolonifera (= alba)*, passe progressivement à une formation à "tourradous" de *Juncus effusus* et *Juncus conglomeratus*.

La variété des zones de végétation rencontrées, liées à l'abondance des Insectes récoltés préalablement, nous ont incité à réaliser trois transects dont l'emplacement et l'orientation parallèles aux lignes de plus grande pente recoupent les zones de végétation et les profils pédologiques les plus divers.

-- Le transect T_1 est situé dans la prairie est, il passe de la zone humide à la lisière du bois.

-- Le transect T_2 fait le passage de la pelouse mésophile à l'unité floristique du talus.

-- Le transect T_3 fait le passage de la pelouse mésophile aux Tourradous de *Juncus sylvaticus*.

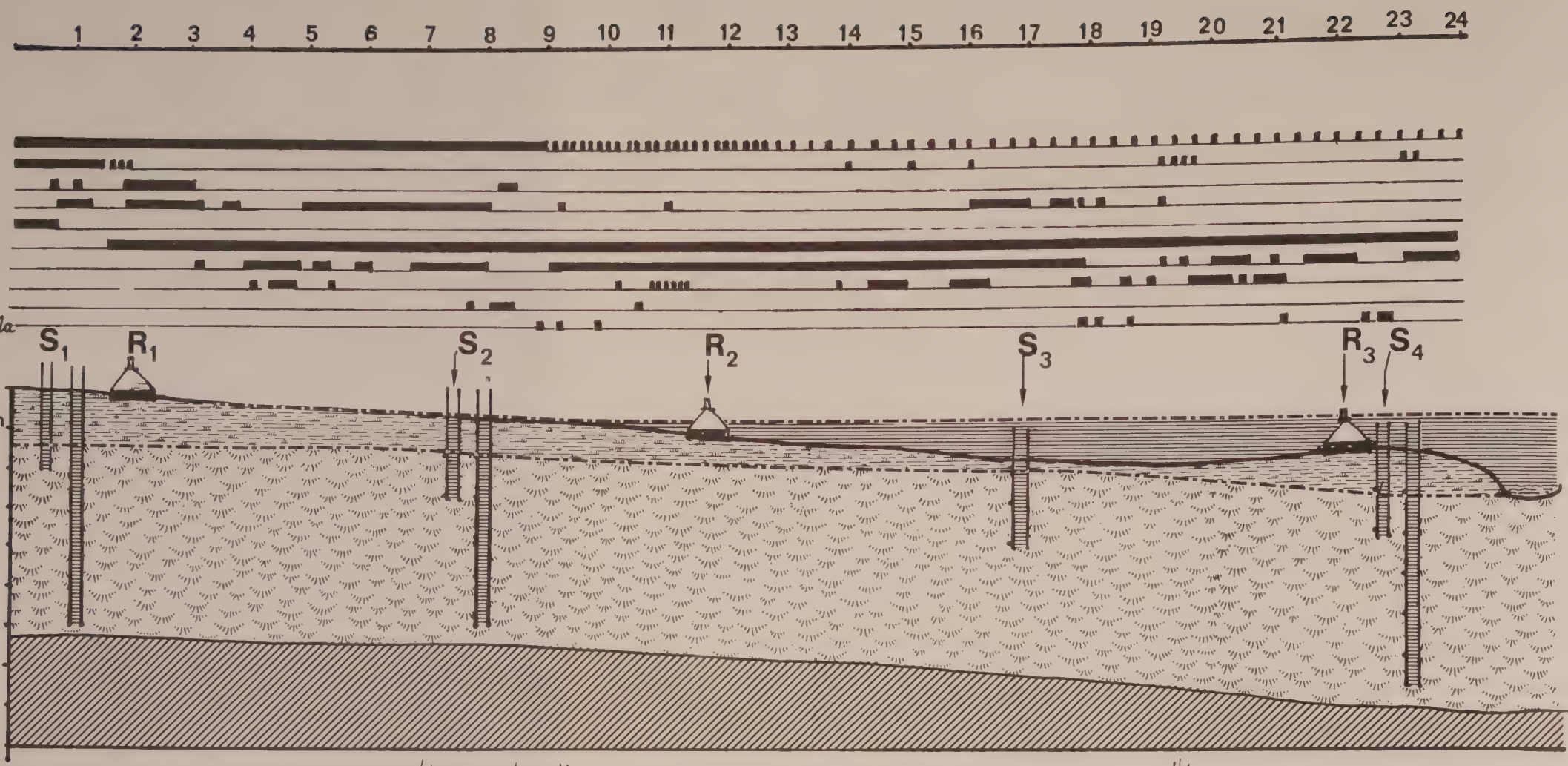
Si les profils pédologiques et les analyses de sol ont été obtenus par les mêmes techniques que précédemment, la végétation a été décrite par le " transect line " (1). Cette méthode permet de mieux apprécier le passage progressif ou brutal d'une zone de végétation à une autre.

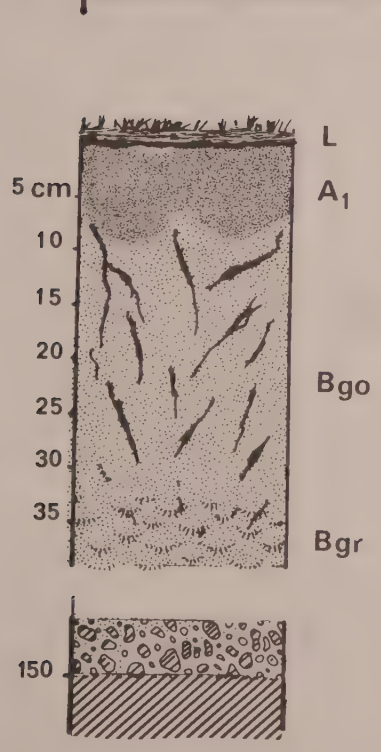
Les nasses d'émergence ont été placées en fonction de la végétation, en trois rangs dans le transect T_1 , quatre rangs en T_2 et trois rangs en T_3 (Pl. VI).

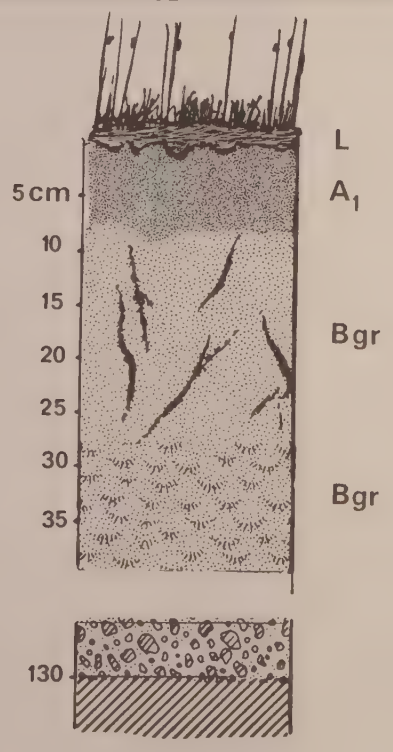
---

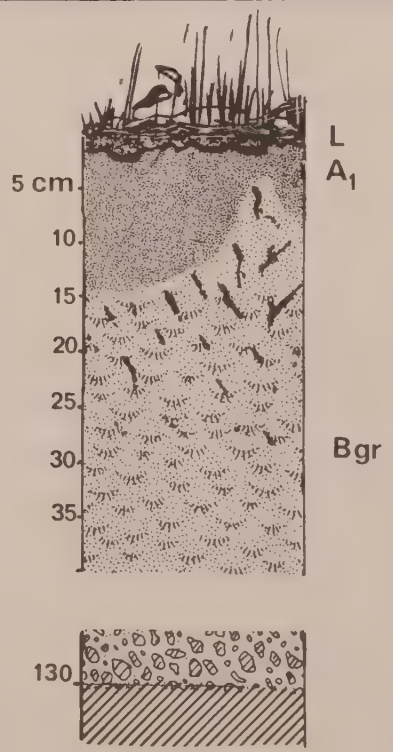
(1) Toutes les espèces sont dénombrées le long d'un fil tendu entre les deux extrémités du transect.

T. I


1 2 3 4 5 6 7 8 9 10 11 12 13 14 15 16 17 18 19 20 21 22 23 24
Agrostis canina
Poa trivialis
Holcus lanatus
Ranunculus repens
Trifolium repens
Juncus sylvaticus
Galium palustre
Lotus uliginosus
Mentha aquatica
Ranunculus flammula
S1 R1 S2 R2 S3 R3 S4
25 cm
50
75
100
125
150
175
200
225


L
A1
5 cm
10
15
20
25
30
35
Bgo
Bgr
150


L
A1
5 cm
10
15
20
25
30
35
Bgr
Bgr
130


L
A1
5 cm
10
15
20
25
30
35
Bgr
130

Au niveau de chaque rang, un piézomètre nous a permis de connaître et de suivre tout au long de l'année, le niveau de la nappe phréatique. En T_1, où comme nous le verrons, existe une nappe temporaire perchée, nous avons placé à chaque rang deux piézomètres : l'un atteignant la roche-mère à 1,40 m, l'autre de 60 cm s'arrêtant au niveau supérieur du gley.

La température et l'hygrométrie ont été mesurées sous abris pendant un an. La température du sol a également été suivie par des sondes enregistreuses en T_3.

Le Transect T_1 :

Long de 25 mètres, il est caractérisé par *Agrostis canina*, *Agrotis stolonifera*, *Poa trivialis* dans sa partie supérieure, alors que vers son autre extrémité, *Ranunculus repens*, *Juncus sylvaticus*, *Galium palustre*, et enfin *Lotus uliginosus* annoncent une végétation plus hygrophile. Ainsi que le montrent les variations de la nappe d'eau, une partie importante de ce transect demeure submergée pendant plusieurs mois d'hiver.

Caractères pédologiques :

Profil : Il a été déterminé en trois points différents, choisis au niveau de chaque rang :

Rang 1 : Une litière fibreuse constitue, à la base de tiges de Graminées, un feutrage d'à peine 1cm qui surmonte un horizon humifère A_0 de quelques millimètres. Ceci indique une activité biologique importante qui est confirmée par le rapport C/N. Un horizon humifère A_1 argilo-limoneux, de structure grumeleuse fine, à limite inférieure nette et sinueuse, présente une épaisseur variable de 5 à 7 cm. A sa partie inférieure, se reconnaît un horizon nettement hydromorphe à traces de concrétions de fer ferrique, caractéristiques d'un pseudogley (Bg).

	+ 2mm	Sables	Limons	Argiles	C	C/N	pH
A_1	0	16,2 % (17,2)	45,66 % (55,66)	21,27 % (25,6)	7,20 %	6,17 %	KCl = 4,7 eau = 5,7
Bg	0	20,86% (21)	50,38 % (52)	19,37 % (24,5)	2,2 %	21,6 %	

Rang 2 : Le profil demeure du même type, mais la litière de surface ainsi que l'horizon humifère augmentent en épaisseur. La limite entre l'horizon A_1 et le pseudogley sous-jacent est de type "lobé".

Le pseudogley typique passe quelques dizaines de centimètres plus bas à un gley , marquant ainsi une hygromorphie encore plus nette.

Rang 3 : Le profil reste sensiblement le même que celui de r2, mais les horizons A_1 et A_0 tendent à devenir plus importants et lobés. Ceci se vérifie dans la teneur en matière organique.

L'analyse texturale montre aussi à ce niveau une très faible teneur en sables. Texture argilo-limoneuse.

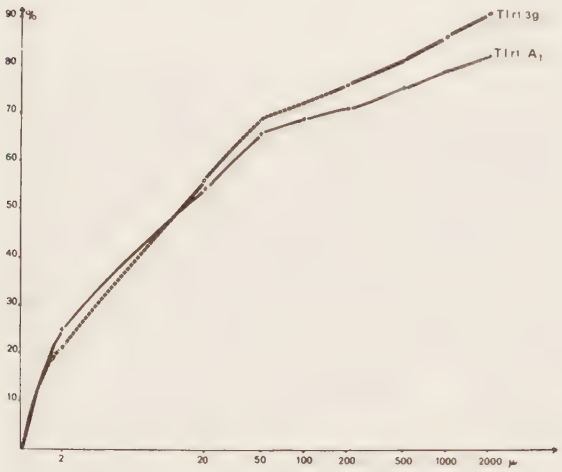


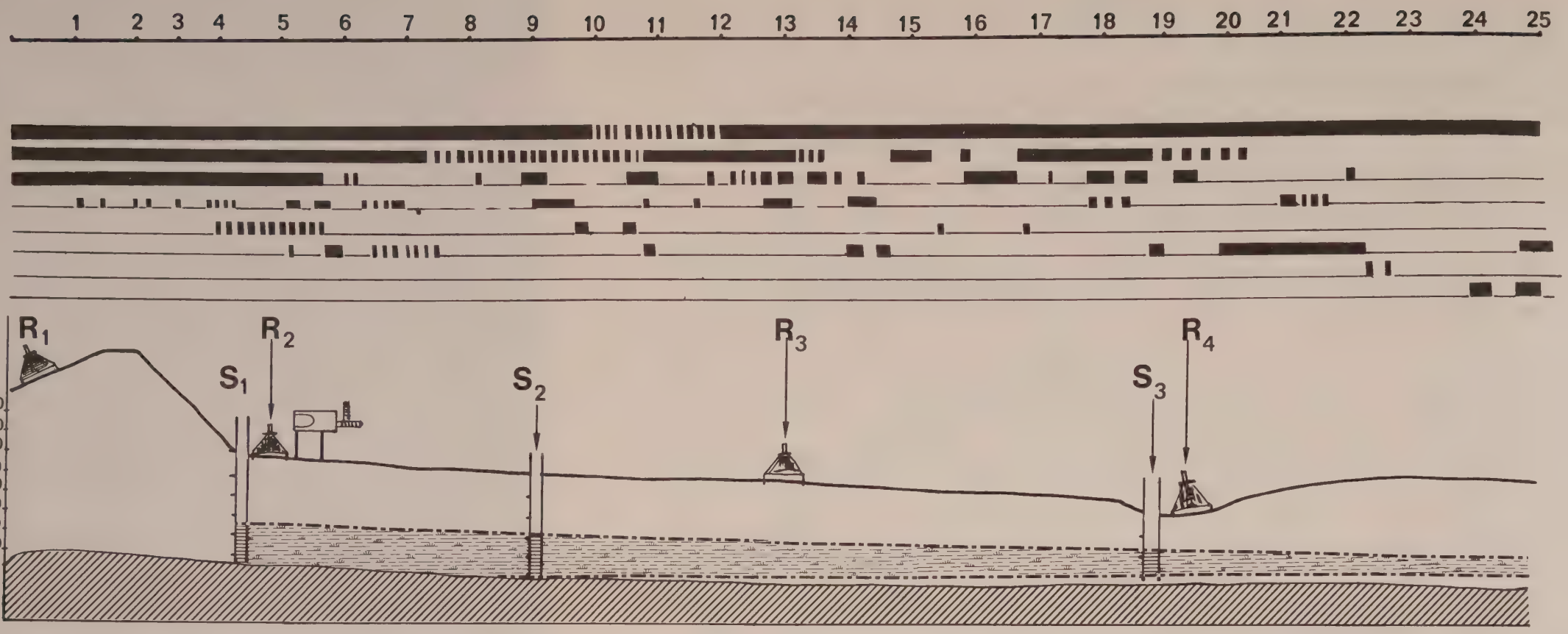
Fig. 46 - Courbes granulométriques cumulatives en coordonnées semi-logarithmiques.

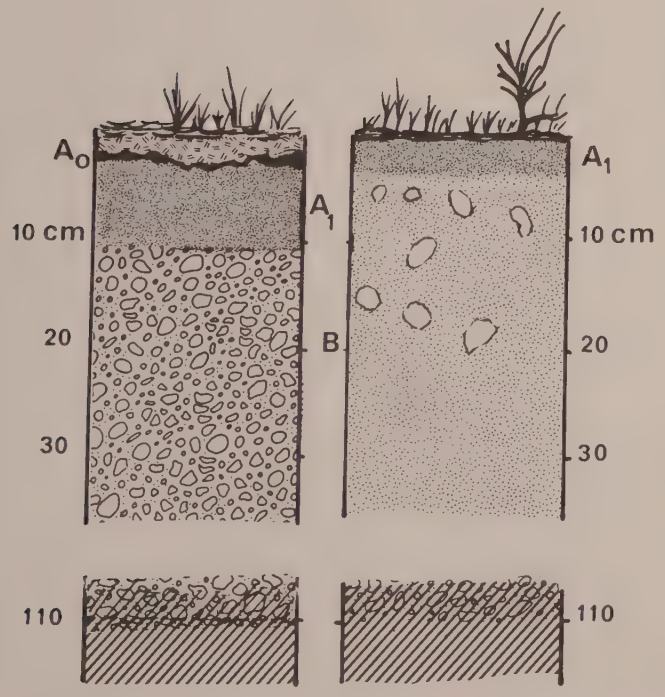
	+ 2mm	Sables	Limons	Argiles	C	C/N	pH
R_2	0	8,86 % (10,8)	47,13 % (56,6)	24,49 % (29,4)	8,38 %	5,81 %	KCl = 4,7 Eau = 5,7
R_3	0	7,71 %	51,19 %	22,81 %	8,63 %	5,71 %	KCl = 4,3 Eau = 5,0

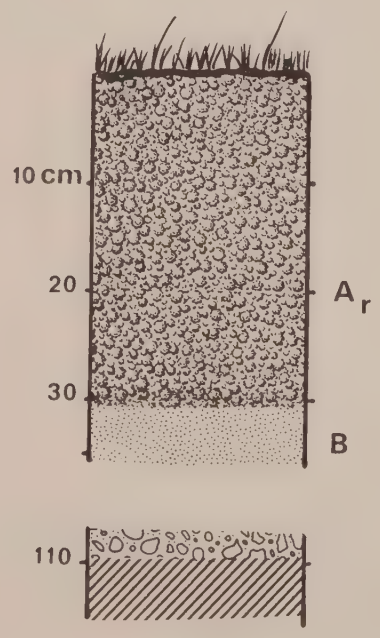
Le Transect T_2 :

Sensiblement moins hygrophile que T_1, ce transect possède dans sa partie supérieure un talus surélevé de 1 mètre à 1 mètre dix sur lequel pousse *Quercus pedonculata* (Strate VII). A son niveau, la végétation montre par la présence de *Sarothamnus scoparius, Rubus sp., Lonicera periclymenum* , une nette tendance à la mésophilie. La partie la plus basse de ce transect est une pelouse (prairie naturelle pâturée) à *Poa trivialis, Holcus lanatus, Ranunculus repens,* qui marque le passage à des zones plus humides.

T. II


1 2 3 4 5 6 7 8 9 10 11 12 13 14 15 16 17 18 19 20 21 22 23 24 25
Agrostis stolonifera
Poa trivialis
Holcus lanatus
Ranunculus repens
Lolium perenne
Trifolium repens
Galium palustre
Lotus uliginosus
R1
R2
R3
R4
S1
S2
S3
20
40
60
80
100
120
140
160


Ao
A1
10 cm
20
30
B
A1
10 cm
20
30
110
110


10 cm
20
30
Ar
B
110

Quatre rangs de nasses ont été disposés : R_1 au sommet du talus ; R_2 à sa base, R_3 et R_4 sur la pelouse hygrophile.

Caractères pédologiques :

R_1 : L'horizon humifère A_0 est épais de quelques millimètres, il est surmonté d'une litière en partie foliacée et en partie fibreuse.

Un horizon A de structure grumeleuse moyenne possède environ 5 cm d'épaisseur. Il montre une limite inférieure sinueuse mais nette avec un horizon B non hygromorphe, difficile à définir à cause de la nature particulière de cet ensemble artificiel que constitue le talus.

R_2 : garde un profil en tous points analogues à R_1.

	+ 2mm	Sables	Limons	Argiles	C	C/N	pH
R_1, A_1	9 %	21 % (26 %)	43,06% (49)	16,95 % (19)	5,15 %	5,5 %	KCl = 5,3 Eau = 6,0
B	9 %	21,14 % (22,5)	53,95% (56,1)	19,81 % (22,8)	traces		

Il s'agit encore d'une texture argilo-limoneuse.

Le profil pédologique en R_2 et R_3 est tout à fait particulier, puisqu'il correspond à un sol remanié par un labour et abandonné en prairie depuis plusieurs années. L'horizon L, de surface , est limité à quelques millimètres ; il fait place à un horizon A_{1p} remanié et épais de 30 cm environ, Sa structure est grumeleuse,fine . En profondeur, la roche-mère apparaît à ce niveau à 1m environ.

	+ 2mm	Sables	Limons	Argiles	C	C/N	pH
R_3, R_4	1%	13 %	68,04%	17,83%	2,95 %	6,52 %	KCl = 4,9 Eau = 5,9 6,2

La texture limono-argileuse, devient dans ce rang plus favorable aux limons (fig. 47 et 48).

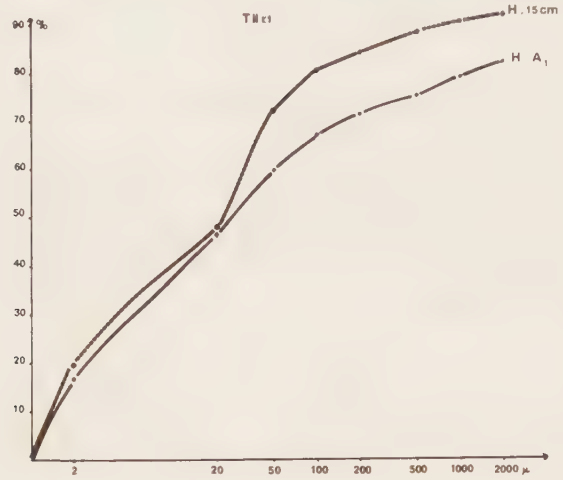


Fig. 47 - Courbes granulométriques cumulatives en coordonnées semi-logarithmiques.

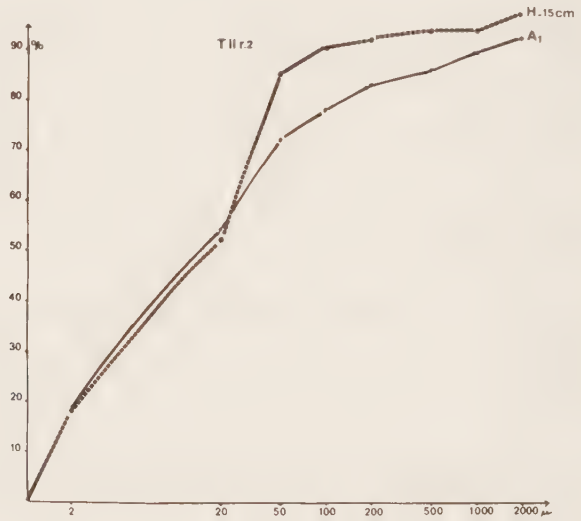


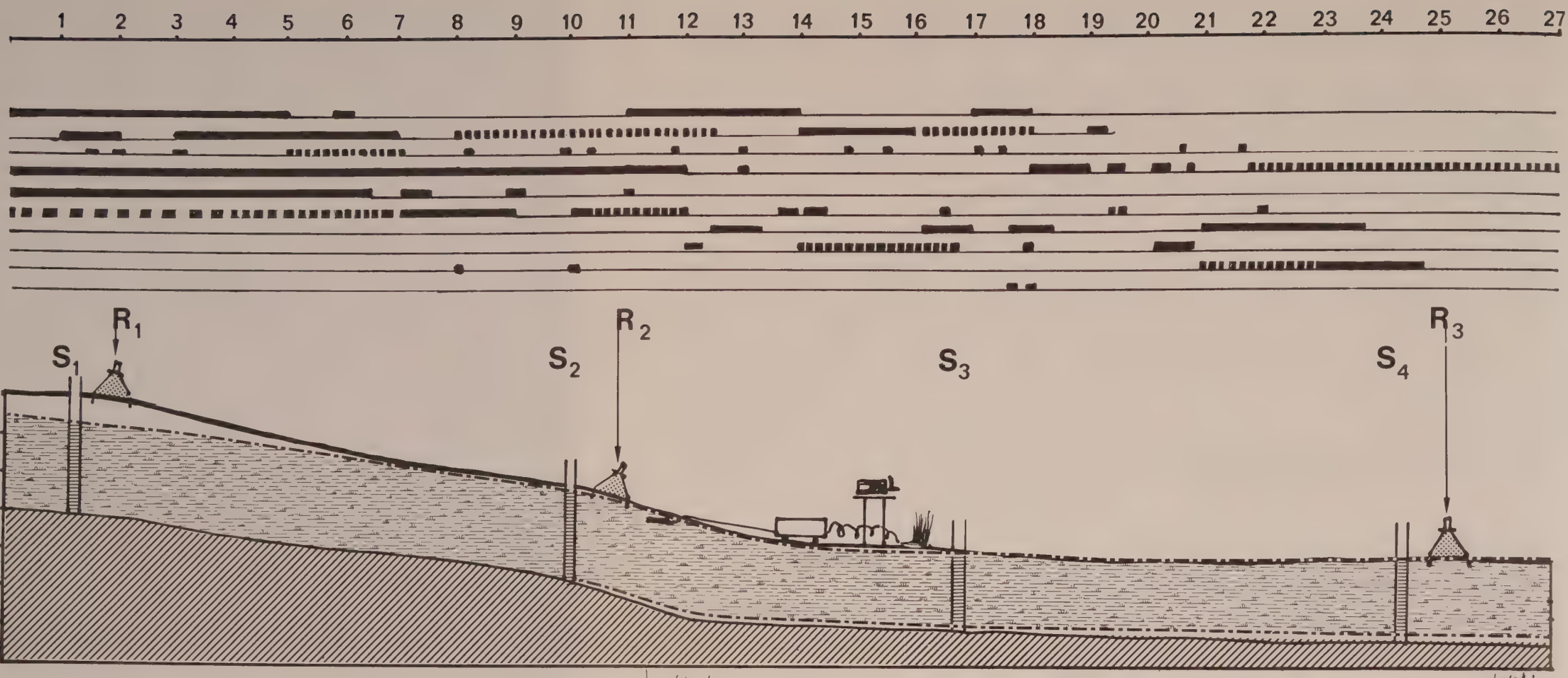
Fig. 48 - Courbes granulométriques cumulatives en coordonnées semi-logarithmiques.

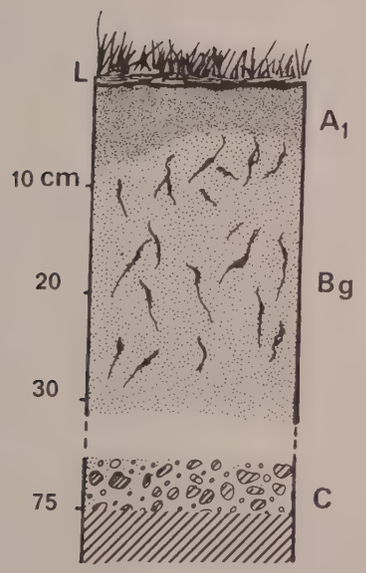
Le Transect T_3 :

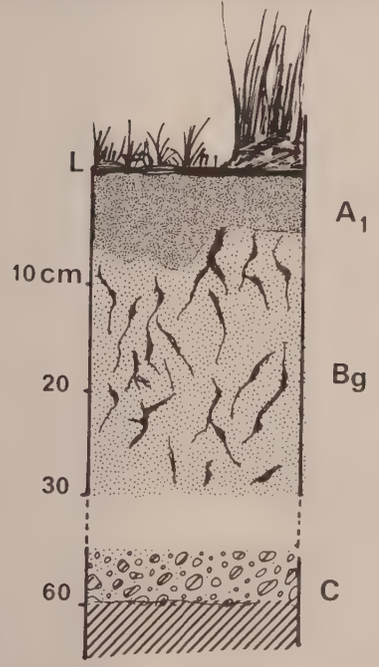
Le transect T_3 présente des caractères propres.En effet, il se distingue de T_1 par la présence de tourrądours de *Juncus sylvaticus* dans sa partie la plus humide, alors que l'on passe progressivement à la pelouse pâturée à *Agrotis stolonifera*. Il se distingue aussi de T_2 par sa pente opposée, dirigée ici vers le nord. La zone la plus humide, bien que proche de la saturation en eau pendant les mois d'hiver et le début du printemps, n'est cependant submergée à aucun moment.

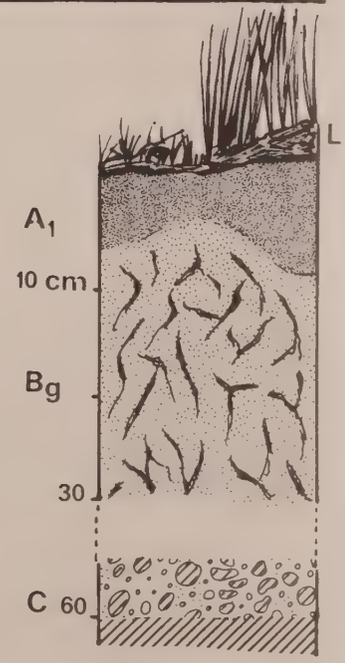
Trois rangs ont été définis au long de ce transect. Au niveau de chacun d'eux, on a disposé quatre nasses d'émergences et un tube piézométrique.

T. III


1 2 3 4 5 6 7 8 9 10 11 12 13 14 15 16 17 18 19 20 21 22 23 24 25 26 27
Agrostis stolonifera
Poa trivialis
Holcus lanatus
Ranunculus repens
Lolium perenne
Trifolium repens
Juncus effusus
Juncus sylvaticus
Lotus uliginosus
Mentha aquatica
R1
R2
R3
S1
S2
S3
S4
25 cm
50
75
100
125
150


L
A1
10 cm
20
Bg
30
75
C


L
A1
10 cm
20
Bg
30
60
C


L
A1
10 cm
Bg
30
C 60

Caractères édaphiques :

Profil pédologique : L'ensemble de ce transect diffère de T_1 par l'épaisseur beaucoup plus faible du sol, toujours inférieure à 65 cm. Ce caractère, auquel s'ajoute une pente assez marquée, permet une circulation de l'eau plus importante que dans le transect T_1 . Ceci est à l'origine de l'absence de la nappe perchée et donc de l'absence du gley. Il existe toutefois un horizon à pseudogley,à texture particulaire, indiquant en R_2 et R_3 un sol hygromorphe. Le rang R_1 est très faiblement marbré, mais conserve au niveau de A_1 une structure grumeleuse très fine.

La texture est peu variable de R_1 à R_3.

+ 2mm	Sables	Limons	Argiles	C	C/N	pH
2 à 4 %	10 à 12% (14)	47 à 52% (55)	25 à 30% (30)	8,2 à 3 %	8 à 9%	Kcl = 5 Eau = 5,86

C'est une texture fine argilo-limono-sableuse.

°
° °

Cette description, que pour l'instant nous avons volontairement limitée à l'environnement botanique et à la pédologie, nous amène à un meilleur classement des stations prospectées. Il est basé, d'une part sur les conclusions de l'analyse phytosociologique ; d'autre part sur quelques caractères édaphiques importants : profil pédologique, texture, rapport carbone azote.

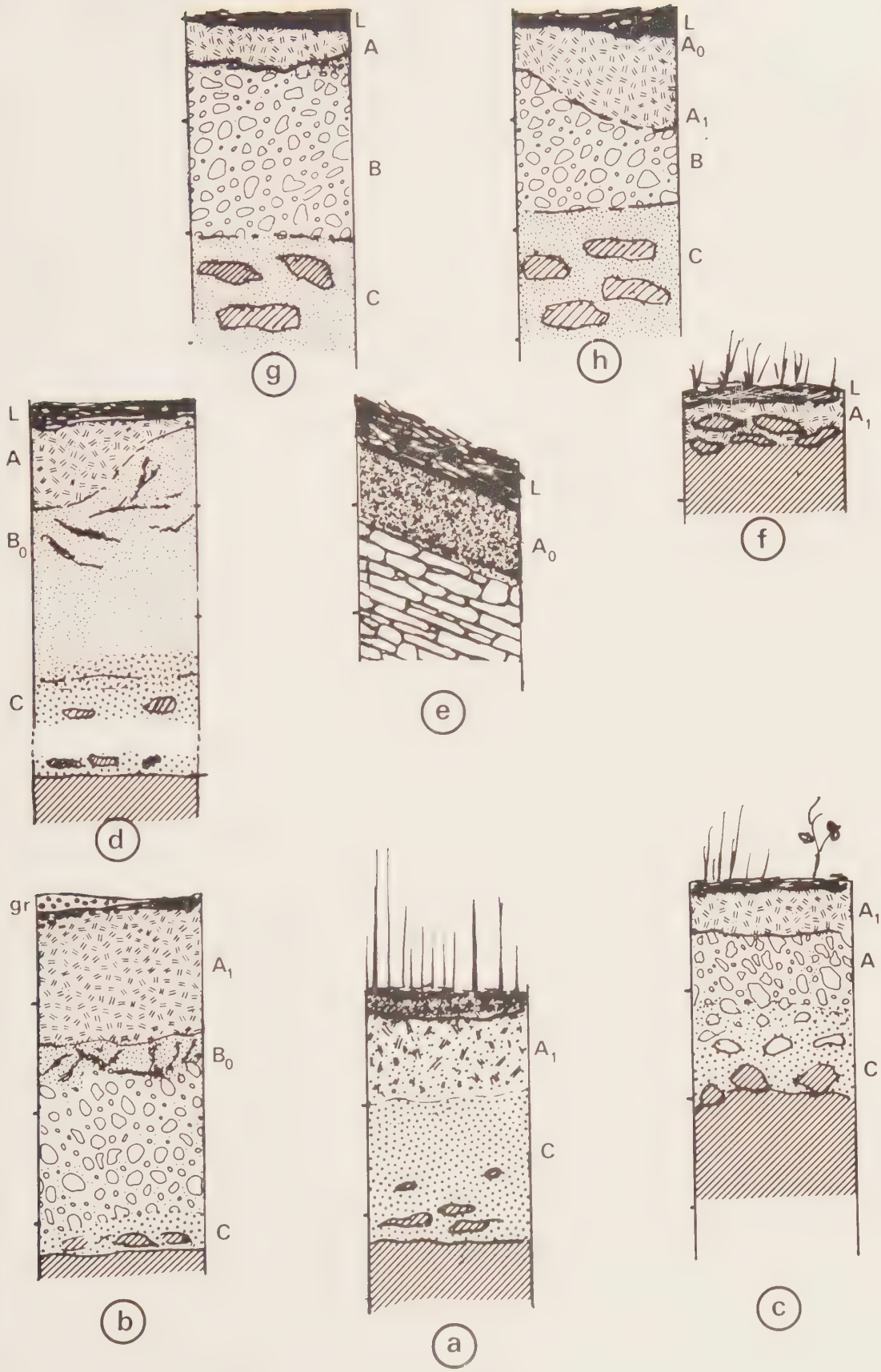
En conclusion de l'analyse phytosociologique, notons le caractère hygrophile de la queue d'étang du Chatenay,par la présence de *Helodes palustris* et de *Carum verticillatum*.Les autres stations de cette même localité présentent aussi,mais à un degré moindre, une forte hygrophilie. Ainsi, *Lotus uliginosus*, *Mentha sp.*, *Stellaria uliginosa*, *Juncus effusus*, *Holcus lanatus*, permettent-elles de bien situer les stations ID, IG, II et V. Toutefois, certaines conditions particulières sont crées en station V par la couverture végétale importante de la saussaie. Notons aussi la présence en station II d'*Agrotis canina*, qui, bien que caractéristique des bordures d'étangs, nécessite un certain drainage du sol,en surface,rendu efficace par la texture sableuse de cette station.

Planche VI.

Profils pédologiques des différentes stations prospectées au Chatenay et à Maxent.

a : Station II ; b : Station III ; c : Station I.D. ; d : Station V, Moulin ; e : humus brut à *Phyllodromia melanocephala* (Maxent) ; f : Station I.G. ; g et h : Station IV, digue de l'étang du Chatenay, g = zone 1, h = zone 2.

A, A_0, A_1, B, C, L : différents horizons définis suivant la nomenclature générale.- gr : graviers des horizons supérieurs en station III.


L
A
B
C
g
L
A_0
A_1
B
C
h
L
A_1
f
L
A_0
e
L
A
B_0
C
d
gr
A_1
B_0
C
b
A_1
C
a
A_1
A
C
c

La station IV, digue de l'étang, s'oppose à toutes les autres par sa pelouse mésophile à *Dactylis glomerata* et *Conopodium denudatum* et présente aussi avec *Ulex europaeus* et *Sarothamnus scoparius* une affinité avec la lande mésophile.

A Villeneuve-Mouazé, chacun des transects recoupe des zones de végétation très distinctes ; le transect T_1 est sans conteste avec les rangs inférieurs de T_3 le milieu le plus hygrophile. Nous y retrouvons *Juncus effusus* , *Juncus sylvaticus*, *Ranunculus flammula*, *Lotus uliginosus*. A partir de T_3 r1 vers T_2 r4 et r3, il s'agit d'une pelouse devenant progressivement mésophile à *Agrotis stolonifera* et *Poa trivialis* et passant en T_2 r2 et r1 à un talus à *Festuca sp.*, *Centaurea nigra*, *Plantago lanceolata*, *Cerastium triviale*,mais aussi à *Sarothamnus scoparius* et certaines autres espèces qui lui confèrent une parenté de niveau avec la station IV du Chatenay.

Les caractères édaphiques mettent aussi en évidence la variété des milieux prospectés, ainsi l'analyse texturale, la teneur en matière organique, le rapport C/N nous ont montré la diversité de nos stations. C'est au Chatenay que nous avons rencontré les sols les plus primitifs, de profil A C et possédant en raison même de l'acidité de la roche mère, le rapport C/N le plus fort, (St.II). Les eaux de ruissellement modifient la teneur des horizons de surface en les enrichissant en limons, argiles, ainsi qu'en débris organiques fins à dégradation lente, pouvant constituer dans certains cas, un *mor* tourbeux,(St,ID). La couverture végétale peut former au-dessus de cette roche mère peu profonde, une litière fibreuse donnant une couche L favorable au développement de certaines espèces (St. IG). Un degré plus avancé d'évolution caractérise la station de la queue d'étang (St.III) dont le profil comprend un horizon à tendance tourbeuse sous lequel apparaît un pseudogley de 5 à 10 cm, faisant place à un horizon C à cailloux et gravillons, au niveau duquel existe une forte circulation de l'eau. Enfin un *hydromor* à C/N et teneur en matière organique élevés s'accompagne d'un enrichissement en limons et argiles créant un pseudogley au Moulin (St.V). La station mésophile de la digue de l'étang du Chatenay montre une texture plus riche en argiles ; à ce caractère s'ajoute la présence simultanée d'un horizon A_0 et A_1 à limites peu nettes, annonçant un abaissement du rapport C/N, dont la valeur proche de 15 correspond à un humus de type *moder*.

Dans la localité de Villeneuve-Mouazé, les transects T_3 et T_1 se caractérisent principalement par les horizons à pseudogley (Bo) de texture limono-argilo-sableuse. Ils se distinguent l'un de l'autre par l'épaisseur du sol, voisine de 1,40m en T_1, alors qu'elle ne dépasse pas 70 cm en T_3. La conséquence la plus importante de la faible épaisseur du sol est l'existence, en T_3, d'un

drainage au niveau de la roche mère ; assurant des variations rapides du niveau de l'eau et en conséquence un pseudogley.

En R_1 et R_2, la texture montre un enrichissement en limons pour la fraction fine et un enrichissement en cailloux moyens et grossiers pour la fraction grossière. Le rapport C/N légèrement inférieur à 10, indique un *mull*, mais les couches A_0 et A_1 montrent un développement plus important de la litière dû aux apports en feuilles de chênes présents sur ce talus. Ce phénomène a son homologue à la station IV de la digue de l'étang du Chatenay, soulignant la parenté annoncée par la phytosociologie.

Toutes les stations, sauf une, prospectées au cours de notre travail et en dehors des précédentes peuvent être apparentées à l'un des types décrits ci-dessus ; cette dernière station non figurée dans nos descriptions est un *mor forestier* ou humus brut, trouvé dans la localité de Maxent. Son épaisseur est supérieure à 10 cm. Il repose sur un substrat fait du mur de pierres sèches d'un ancien fossé situé en sous-bois de *Fagus sylvaticus* . Le rapport C/N est de 28 et la fraction minérale très faible montre qu'il s'agit bien d'un horizon A_0 (Pl. VI, e) proche d'un *mor* forestier.

Les tableaux primaires ci-après (pages 147 à 163) concernent les résultats numériques des émergences obtenues dans les localités du Chatenay et de Lassy en 1967,1968,1969 .

St. I - D - Ruisseau entre les deux étangs							1968
Espèces récoltées	Mars	Avril	Mai	Juin	Juil.	Août	Total
CHIRONOMIDAE		102	92	18	5		217
EMPIDIDAE :							
Hilara nigrina					1	2	3
Hybos femoratus				1	5		6
Megacyttarus crassirostris				1			1
Phyllodromia melanocephala					1		1
DOLICHOPODIDAE :							
Dolichopus urbanus			1	2			3
Hercostomus sp.			11				11
		102	104	22	12	2	242

St. I - G Ruisseau entre les deux étangs							1968
Espèces récoltées	Mars	Avril	Mai	Juin	Juil.	Août	Total
EMPIDIDAE :							
Hybos femoratus				2			2
Oedalea zetterstedti					1		1
Pararhamphomia tibiella			3				3
Hilara nigrina					18		18
Hilara chorica					1		1
Hilara rejecta					1	3	4
				2	21	3	29

St. II - Ruisseau entre les deux étangs							1968
Espèces récoltées	Mars	Avril	Mai	Juin	Juil.	Août	Total
EMPIDIDAE :							
Hybos femoratus			3	4			7
Oedalea zetterstedti			1				1
Pararhamphomia tibiella		2	2				4
Hilara nigrina					40		40
Hilara rejecta					3	4	7
Hilara chorica			1	1	3		5
DOLICHOPODIDAE :							
Anepsiomia flaviventris			12	3			15
Dolichopus phoeopus				1			1
		2	19	9	46	4	80

St. III - Queue d'étang							1968
Espèces récoltées	Mars	Avril	Mai	Juin	Juil.	Août	Total
EMPIDIDAE :							
Stilpon graminum						1	1
Pararhamphomia tibiella		1	5				6
Hilara nigrina					1		1
Hilara rejecta						1	1
Hilara chorica				2	1		3
DOLICHOPODIDAE :							
Dolichopus phoeopus			1				1
		1	6	2	2	2	13

St. III - Queue d'étang (prairie humide)							1968
Espèces récoltées	Mars	Avril	Mai	Juin	Juil.	Août	Total
EMPIDIDAE :							
Hilara nigrina					13		13
Hilara rejecta					3		3
Hilara chorica				1	3		4
				1	19		20

St. IV - Digue du Chatenay							1968
Espèces récoltées	Mars	Avril	Mai	Juin	Juil.	Août	Total
EMPIDIDAE :							
Stilpon nubila				1			1
Tachydromia nubila					1		1
Tachydromia verralli			1	3	2	1	7
Tachydromia sp.					1		1
Hybos culiciformis						2	2
Bicellaria vana			1				1
Empis tessellata							
Hilara fuscipes				1			1
Hilara becqueri					1		1
Hilara monedula			1				1
			3	5	5	3	16

St. IV - Digue du Chatenay.							1967
Espèces récoltées	Mars	Avril	Mai	Juin	Juil.	Août	Total
EMPIDIDAE :							
Hilara gallica				1			1
Hilara fuscipes				1			1
Hilara interstincta				1			1
Tachydromia verralli		1	14	7			22
DOLICHOPODIDAE :							
Sciopus platypterus				1			1
		1	14	11			26

St. I - D Ruisseau entre les deux étangs								1969
Espèces récoltées	Mars	Avril	Mai	Juin	Juil.	Août	Sept.	Total
CHIRONOMIDAE	6	39	5	105	2			157
MYCETOPHILOIDEA			9	5	60	4		78
CERATOPOGONIDAE				1	9			
LIMNOBIIDAE :								
Ormosia sp.			1					1
EMPIDIDAE :								
Ocydromia melanopleura					1			1
Ocydromia glabricula				2				2
Hilara nigrina					2			2
Hilara chorica					2			2
Pararhamphomia tibiella					10			10
Empis praevia			1					1
Phyllodromia melanocephala					1			1
Hybos femoratus					1			1
DOLICHOPODIDAE :								
Campsicnemus loripes						1		1
Anepsiomyia flaviventris				27				27
PHORIDAE :					5			5
	6	39	16	143	94	5		303

St. I - G Ruisseau entre les deux étangs								1969
Espèces récoltées	Mars	Avril	Mai	Juin	Juil.	Août	Sept.	Total
CHIRONOMIDAE	21	268	25	105	2			300
MYCETOPHILOIDEA					39	14		53
CERATOPOGONIDAE				1	4			5
LIMNOBIIDAE :								
Limnophila nemoralis			5	1		1		7
Molophilus bifilatus			2		43	5		50
Molophilus sp.			2	66	4			12
Erioptera lutea			1		1			2
Gonomia abreviata				3		1		4
EMPIDIDAE :								
Ocydromia glabricula				3				3
Hilara nigrina					13			13
Pararhamphomia tibiella			1					1
Hybos femoratus			1	1				2
DOLICHOPODIDAE :								
Dolichopus plumipes					1			1
Dolichopus sp.					3			3
Campsicnemus loripes						3		3
Argyra diaphana				2				2
RHAGIONIDAE :								
Chrysopilus auratus			2	2	1	1		6
Rhagio lineola					1			1
PHORIDAE					30	40		70
	21	268	39	121	152	65		535

St. II - Ruisseau entre les deux étangs 1969

Espèces récoltées	Mars	Avril	Mai	Juin	Juil.	Août	Sept.	Total
CHIRONOMIDAE		18	102	56	81			257
PSYCHODIDAE	2							2
MYCETOPHILOIDEA				1	17	4		22
CERATOPOGONIDAE					17			17
LIMNOBIIDAE :								
Limnophila nemoralis			2					2
Molophilus niger			7	2				9
Molophilus bifilatus			1					1
Erioptera lutea		1						1
Tricyphona immaculata		1						1
EMPIDIDAE :								
Hilara nigrina					2			2
Hilara rejecta					2			2
Hilara chorica					2			2
Pararhamphomia tibiella			10					10
Empis praevia					1			1
Hybos femoratus			2					2
Dolichocephala guttata					1			1
DOLICHOPODIDAE								
Dolichopus sp.				1	1			2
Campsicnemus loripes					2			2
Anepsiomyia flaviventris				14				14
RHAGIONIDAE :								
Rhagio scolopaceus				1	1			1
Rhagio lineola				4	1			5
PHORIDAE :					23	15		38
	2	20	122	81	150	19		394

St. III - Queue d'étang 1969

Espèces récoltées	Mars	Avril	Mai	Juin	Juil.	Août	Sept.	Total
CHIRONOMIDAE		417	87	122	68			694
PSYCHODIDAE		3						3
MYCETOPHILOIDEA			1					1
CERATOPOGONIDAE			1		31			32
LIMNOBIIDAE :					1			1
Ormosia sp.			5	5	2	1		13
Limnophila nemoralis				1	18	1		20
Molophilus bifilatus			1					1
Tricyphona immaculata								
EMPIDIDAE :					1	1		2
Hilara nigrina			1					1
Tachydromia sp.			3					3
Megacyttarus crassirostris			1					1
Xanthempis stercorea			1	1	1			3
Hybos femoratus			1					1
Dolichocephala irrorata								
DOLICHOPODIDAE :				1				1
Dolichopus popularis				1				1
Anepsiomyia flaviventris				1				1
Achalcus flavicollis								
RHAGIONIDAE :				3	1			4
Chrysopilus auratus								
		420	10	135	173	3		833

St. IV - Digue du Chatenay								1969
Espèces récoltées	Mars	Avril	Mai	Juin	Juil.	Août	Sept.	Total
CHIRONOMIDAE	18	29	5	44	16	5		117
MYCETOPHILOIDEA		1	3	5	8			17
CERATOPOGONIDAE		3						3
EMPIDIDAE :								
Bicellaria spuria				1				1
Hilara fuscipes				3				3
Tachydromia minuta				4				4
Tachydromia verralli			3					3
Hybos culiciformis				2				2
Phyllodromia melanocephala					1			1
DOLICHOPODIDAE :								
Sciopus platypterus				9				9
Achalcus flavicollis				1				1
Xanthochlorus ornatus				1				1
Diaphorus sp.					1			1
PHORIDAE		1				20		21
	18	34	11	70	26	25		184

St. V - Moulin du Chatenay								1969
Espèces récoltées	Mars	Avril	Mai	Juin	Juil.	Août	Sept.	Total
CHIRONOMIDAE			11	93	10			114
MYCETOPHILOIDEA	1		5	9	12	1		28
CERATOPOGONIDAE				120	3			123
LIMNOBIIDAE :								
Ormosia pseudosimili			1					1
Limnophila nemoralis			11	4				15
Limnophila sp.				1				1
Molophilus bifilatus				3	17			20
Erioptera sp.				3				3
EMPIDIDAE :								
Hilara nigrina				1	10	1		12
Drapetis arcuata				1				1
Phyllodromia melanocephala				2				2
DOLICHOPODIDAE :								
Dolichopus popularis			1	14				15
Dolichopus plumipes						1		1
Campsicnemus loripes						1		1
RHAGIONIDAE :								
Rhagio lineola					1			1
TABANIDAE :								
Haematopoda italicum					2			2
PHORIDAE :					40	7		47
	1		29	251	95	11		387

Transect 1 : r1								1969
Espèces récoltées	Mars	Avril	Mai	Juin	Juil.	Août	Sept.	Total
CHIRONOMIDAE	33	41	43	26	13	0	0	156
PSYCHODIDAE	2	27	19	34	130	0	0	212
MYCETOPHILOIDEA	0	0	5	20	114	62	30	231
CERATOPOGONIDAE	0	30	4	116	5	0	0	155
LIMNOBIIDAE :								
Limnophila nemoralis				11				11
Limnophila sp.			5	3				8
Molophilus bifilatus			21	5	9			35
Molophilus niger			22	4				26
Ilisia maculata			6					6
Erioptera lutea			16	1				17
Tricyphona immaculata			1	0				1
Trichocera maculipennis								
EMPIDIDAE :								
Tachydromia sp.				1				1
Empis praevia					1			
DOLICHOPODIDAE :								
Dolichopus sp.				2	1	1		4
Dolichopus plumipes					1	1		2
Chrysotus gramineus					3			3
Chrysotus monochaetus				1				1
Campsicnemus loripes				1				1
RHAGIONIDAE :								
Chrysopilus auratus				4	1			5
SYRPHIDAE			2					2
PHORIDAE				0	30	36	7	73
	35	98	144	229	308	100	37	951

Transect 1 : r2								1969
Espèces récoltées	Mars	Avril	Mai	Juin	Juil.	Août	Sept.	Total
CHIRONOMIDAE	104	538	185	332	29			1188
PSYCHODIDAE	2	27	19	34	130			212
MYCETOPHILOIDEA		1	4	2	74	25	53	159
CERATOPOGONIDAE			19	224	10			253
BIBIONIDAE						2		2
LIMNOBIIDAE :								
Limnophila nemoralis			1	1				2
Limnophila sp.			3	2				5
Molophilus bifilatus				2				2
Molophilus niger								
Ilisia maculata								
Erioptera lutea								
Tricyphona immaculata								
Trichocera maculipennis								
EMPIDIDAE :								
Stilpon graminum						2		2
Tachydromia sp.						1		1
DOLICHOPODIDAE :								
Dolichopus plumipes							1	1
PHORIDAE					21	1	19	41
	106	566	231	608	266	31	73	1881

Transect 1 : r3								1969
Espèces récoltées	Mars	Avril	Mai	Juin	Juil.	Août	Sept.	Total
CHIRONOMIDAE	46	104	196	645	33			1024
PSYCHODIDAE	2	2			7			11
MYCETOPHILOIDEA		17		2	41	76	200	336
CERATOPOGONIDAE				305	19			324
BIBIONIDAE						1	148	149
LIMNOBIIDAE :								
Limnophila nemoralis								
Limnophila sp.			1					1
Molophilus bifilatus			2		31			33
Molophilus niger			1					1
Molophilus pendulus		1						1
Ilisia maculata			2	1				3
Erioptera lutea			3					3
Tricyphona immaculata			5					5
Trichocera maculipennis								
EMPIDIDAE :								
Coptophlaebia albinervis					1			1
Tachydromia verralli					1			1
Tachydromia exilis							1	1
Tachydromia sp.							2	2
Stilpon graminum					1			1
DOLICHOPODIDAE :								
Dolichopus plumipes						1		1
Chrysotus gramineus					1			1
Chrysotus sp.						2		2
Chrysotus cilipes					8	4		12
RHAGIONIDAE :								
Chrysopilus auratus		1						1
PHORIDAE					21	14	15	50
	48	125	210	953	164	98	366	1964

Transect 2 : r1								1969
Espèces récoltées	Mars	Avril	Mai	Juin	Juil.	Août	Sept.	Total
CHIRONOMIDAE	5	18	2	1	7			33
PSYCHODIDAE		1	8					9
MYCETOPHILOIDEA		41	195	266	207	13		722
CERATOPOGONIDAE			7	1				8
LIMNOBIIDAE :								
Dicranomyia sp.			1	1				2
EMPIDIDAE :								
Ocydromia glabricula			5					5
Bicellaria subpilosa								
Bicellaria vana			1					1
Pararhamphomia atra				1				1
Coptophlaebia albinervis					1	1		2
Tachydromia sp.				5	4			9
Elaphropezza epphipiata								
DOLICHOPODIDAE :								
Sciopus platypterus				1				1
Chrysotus sp (collini)				1				1
Hercostomus nigripennis				1				1
PHORIDAE			2		23	31		56
	5	60	221	278	242	45		851

Transect 2 : r2								1969
Espèces récoltées	Mars	Avril	Mai	Juin	Juil.	Août	Sept.	Total
CHIRONOMIDAE	36	26	1					63
PSYCHODIDAE	4							4
MYCETOPHILOIDEA		4	26	42	263	22		357
CERATOPOGONIDAE				1				1
LIMNOBIIDAE :								
Limnophila nemoralis				1				1
EMPIDIDAE :								
Bicellaria vana			1					1
Hilara rejecta					1			1
Coptophlaebia albinervis				2				2
Tachydromia sp.					5			5
Elaphropezza epphipiata				1	2			3
Stilpon graminum						1		1
DOLICHOPODIDAE :								
Dolichopus plumipes					1			1
Sciopus platypterus				1				1
Chrysotus sp. (collini)				5	10			15
Chrysotus gramineus					2			2
Hercostomus nigripennis				1				1
Micromorphus albipes						2		2
PHORIDAE		7			9	27		43
	40	37	28	54	293	52		504

Transect 2 : r3								1969
Espèces récoltées	Mars	Avril	Mai	Juin	Juil.	Août	Sept.	Total
CHIRONOMIDAE	7	21	1	3				32
PSYCHODIDAE		1						1
MYCETOPHILOIDEA			40	28	145	30		243
CERATOPOGONIDAE		1		1				2
EMPIDIDAE								
Ocydromia glabricula				1				1
Bicellaria vana			1					1
Bicellaria subpilosa				1				1
Hilara maura			1					1
Tachydromia sp.				1	1			2
Elaphropezza epphipiata					1			1
Sicodus nubila			2					2
DOLICHOPODIDAE :								
Dolichopus sp.				3				3
Chrysotus sp. (collini)				8	45			53
Chrysotus monochaetus				1				1
RHAGIONIDAE :								
Chrysopilus auratus		1						1
SYRPHIDAE :								
Sphegenia clumipes			1					1
PHORIDAE					20	13	3	36
	7	24	46	47	212	43	3	382

Transect 2 : r4								1969
Espèces récoltées	Mars	Avril	Mai	Juin	Juil.	Août	Sept.	Total
CHIRONOMIDAE	12	21	4	3				40
PSYCHODIDAE			53					53
MYCETOPHILOIDEA			26	175	211	52		464
CERATOPOGONIDEA				1				1
LIMNOBIIDAE :								
Molophilus bifilatus			1	1				2
EMPIDIDAE :								
Tachydromia verralli				2	1			3
Tachydromia sp.					2			2
Elaphropezza epphipiata				2				2
Tachypeza nubila			1					1
DOLICHOPODIDAE :								
Dolichopus sp.				1				1
Chrysotus monochaetus				2				2
Chrysotus sp. (collini)				6	18	2		26
Medeterra sp.				2				2
PHORIDAE					16	7	3	26
	12	21	85	195	248	61	3	625

Transect 3 : r1								1969
Espèces récoltées	Mars	Avril	Mai	Juin	Juil.	Août	Sept.	Total
CHIRONOMIDAE	3	35	7	24				69
PSYCHODIDAE			8	6				14
MYCETOPHILOIDEA		1	63	51	82	39		236
CERATOPOGONIDAE				1				1
LIMNOBIIDAE :								
Limnophila nemoralis								
Limnophila sp.								
Molophilus niger			5	2	1			8
Molophilus bifilatus			5					5
Ilisia maculata								
Tricyphona immaculata			1					1
Trichocera hiemalis			3					3
EMPIDIDAE :								
Bicellaria sp.			4					4
Hilara chorica				1				1
Empis nigripes			4					4
Tachydromia interpola			1		2			3
Tachydromia verralli			1					1
DOLICHOPODIDAE :								
Dolichopus sp.					3			3
Dolichopus plumipes			2	2				4
Chrysotus gramineus					9			9
Chrysotus sp.				1	3			4
Medeterra sp.				1				1
STRATIOMIIDAE :								
Eristalis tenax			1					1
PHORIDAE			2		13	7		22
	3	36	106	90	114	46		395

Transect 3 : r2								1969
Espèces récoltées	Mars	Avril	Mai	Juin	Juil.	Août	Sept.	Total
CHIRONOMIDAE	18	95	18	235	2			368
PSYCHODIDAE	2		32	363	170			567
MYCETOPHILOIDEA			20	13	64	96	15	208
CERATOPOGONIDAE			3	51	6			60
LIMNOBIIDAE :								
Limnophila nemoralis			10					10
Molophilus niger			13	1				14
Molophilus bifilatus			13					13
Ilisia maculata			2					2
Tricyphona immaculata								
Trichocera hiemalis			3					3
EMPIDIDAE :								
Bicellaria sp.			4					4
Empis nigripes			1					1
Stilpon graminum								
DOLICHOPODIDAE :				2				2
Dolichopus plumipes				11				1
Dolichopus arbustorum					2			2
Chrysotus sp.								
RHAGIONIDAE :					4			4
Chrysopilus auratus					2		1	3
STRATIOMIIDAE					27	11	5	43
PHORIDAE								
	20	95	119	666	277	108	21	1306

Transect 3 : r3								1969
Espèces récoltées	Mars	Avril	Mai	Juin	Juil.	Août	Sept.	Total
CHIRONOMIDAE	26	138	26	75				265
PSYCHODIDAE			3	30	4			37
MYCETOPHILOIDEA				33	21	19	35	108
CERATOPOGONIDAE			49	97	3			149
BIBIONIDAE							14	14
LIMNOBIIDAE :								
Limnophila sp.				1				1
Molophilus niger			4					4
Molophilus bifilatus								
EMPIDIDAE :								
Stilpon graminum						2		2
DOLICHOPODIDAE :								
Chrysotus sp.					15			15
Chrysotus cilipes					2	2		2
Syntormon miki								2
RHAGIONIDAE :								
Chrysopilus auratus				3	2			5
PHORIDAE.					16	5		21
	26	138	82	239	63	28	49	625

II - DESCRIPTION DES PEUPLEMENTS DIPTEROLOGIQUES DES DIVERS TYPES DE SOL RENCONTRES.

L'importance numérique des individus, la diversité des espèces et des familles, les difficultés de détermination font que la description exhaustive d'un peuplement diptérologique dépasse les possibilités de travail d'un seul chercheur. Toutefois, avant d'approfondir un problème écologique posé par quelques espèces d'une même famille, il semble nécessaire de préciser dans la mesure de nos moyens, la distribution des familles les plus caractéristiques de ces peuplements. Si cette forme de définition du milieu paraît grossière à priori, elle n'en est pas pour autant inutile, dans la mesure où certains groupes taxonomiques ont déjà pris une signification bien précise dans la caractérisation du milieu édaphique (FREEMANN,1969 ; HADLEY,1968 etc....).

A - IMPORTANCE NUMERIQUE RELATIVE DES DIFFERENTES FAMILLES :

Les émergences obtenues,pendant une année,dans chacune des stations du Chatenay et dans chaque rang des transects de Mouazé, montrent une grande majorité numérique de *Chironomidae* et des espèces rassemblées dans la superfamille des *Mycetophiloïdea*. Ces familles et quelques autres, présentent des fluctuations importantes d'une station à l'autre ; il en est ainsi des *Limnobiidae* et des *Ceratopogonidae*, des *Empididae* et *Dolichopodidae*.

Les *Chironomidae* sont présents dans chaque station du Chatenay, et dans des proportions plus faibles dans chacun des transects de Mouazé. Considérée à l'échelon de la famille, cette répartition très large par la diversité des milieux colonisés est, en réalité, beaucoup plus stricte qu'il ne paraît ; en effet, une analyse taxonomique plus précise montre que les espèces recueillies au Chatenay en station IV, appartiennent pour la plupart au genre *Smittia*, alors que celles des stations I et II sont des *Orthocladiinae* ou des *Tanypedinae* généralement plus aquatiques (fig. 49).

Les *Ceratopogonidae* recueillis sont,pour le plus grand nombre, du genre *Culicoïdes*, et leur localisation dans les sols limoneux et riches en matière organique (St. V, T II, T III) confirme déjà ce que l'on sait de l'écologie de ces Insectes à l'état lavvaire (KREMMER,1965). Ils constituent 31 % du peuplement du Moulin, et 3 à 4 % des stations sableuses et limono-sableuses du ruisseau entre les deux étangs. Ils sont absents de T II, ainsi que des rangs supérieurs de T III à Mouazé et deviennent plus abondant en T I surtout dans la partie inondable (fig. 49 bis).

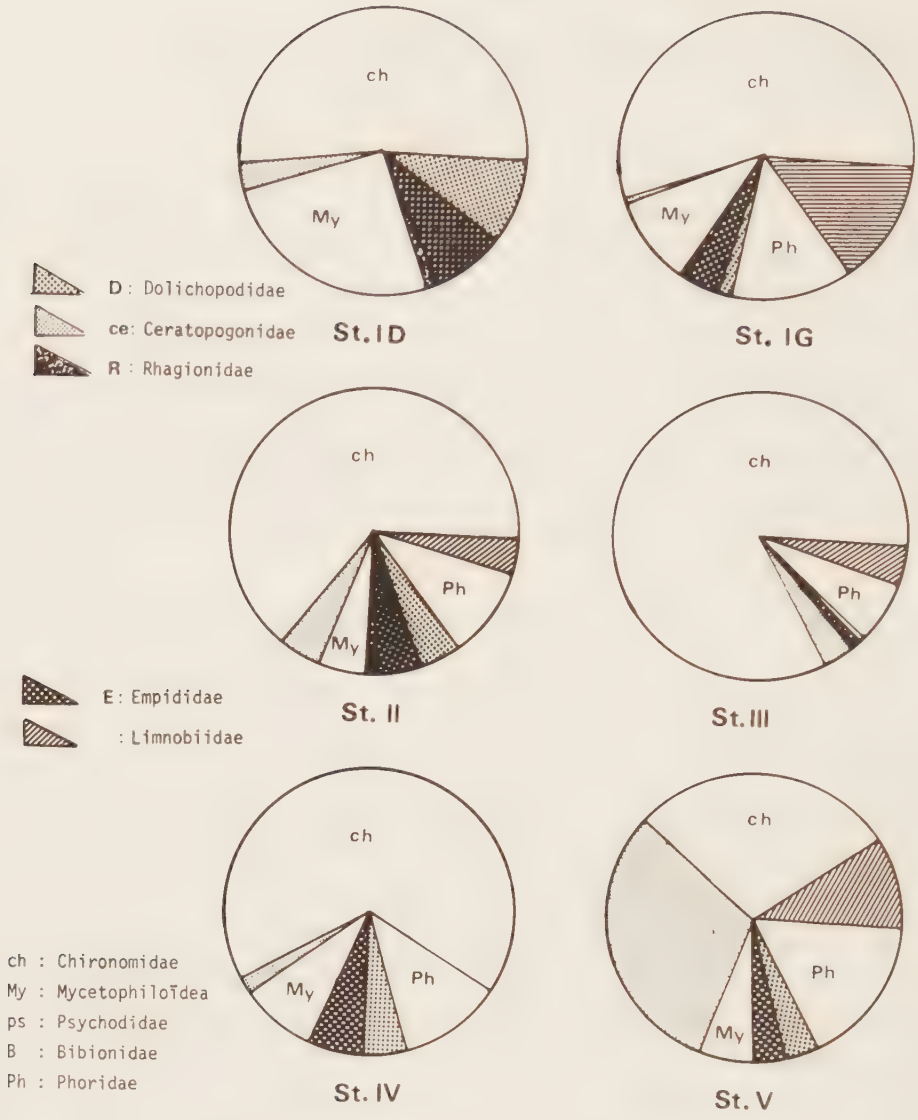


Fig. 49 - Représentation graphique des pourcentages numériques des principales familles de Diptères peuplant les stations du Chatenay en 1969.

La super-famille des *Mycetophiloidea* est représentée par une très large majorité de *Sciaridae*, de *Mycetophilidae*, enfin par les *Cecidomiidae (Lestremiinae)*. On sait, (HEALEY et SMITH, 1970) que les larves de ces Insectes se nourrissent des hyphes de Champignons Basidiomycètes et de leurs spores (*Lestremiinae, Mycetophilidae*) ainsi que de débris organiques en décomposition (*Sciaridae*). Leur régime alimentaire confirme leur grande abondance en T II, ainsi que dans certaines stations du Chatenay, telle I D particulièrement riche en débris organiques fins.

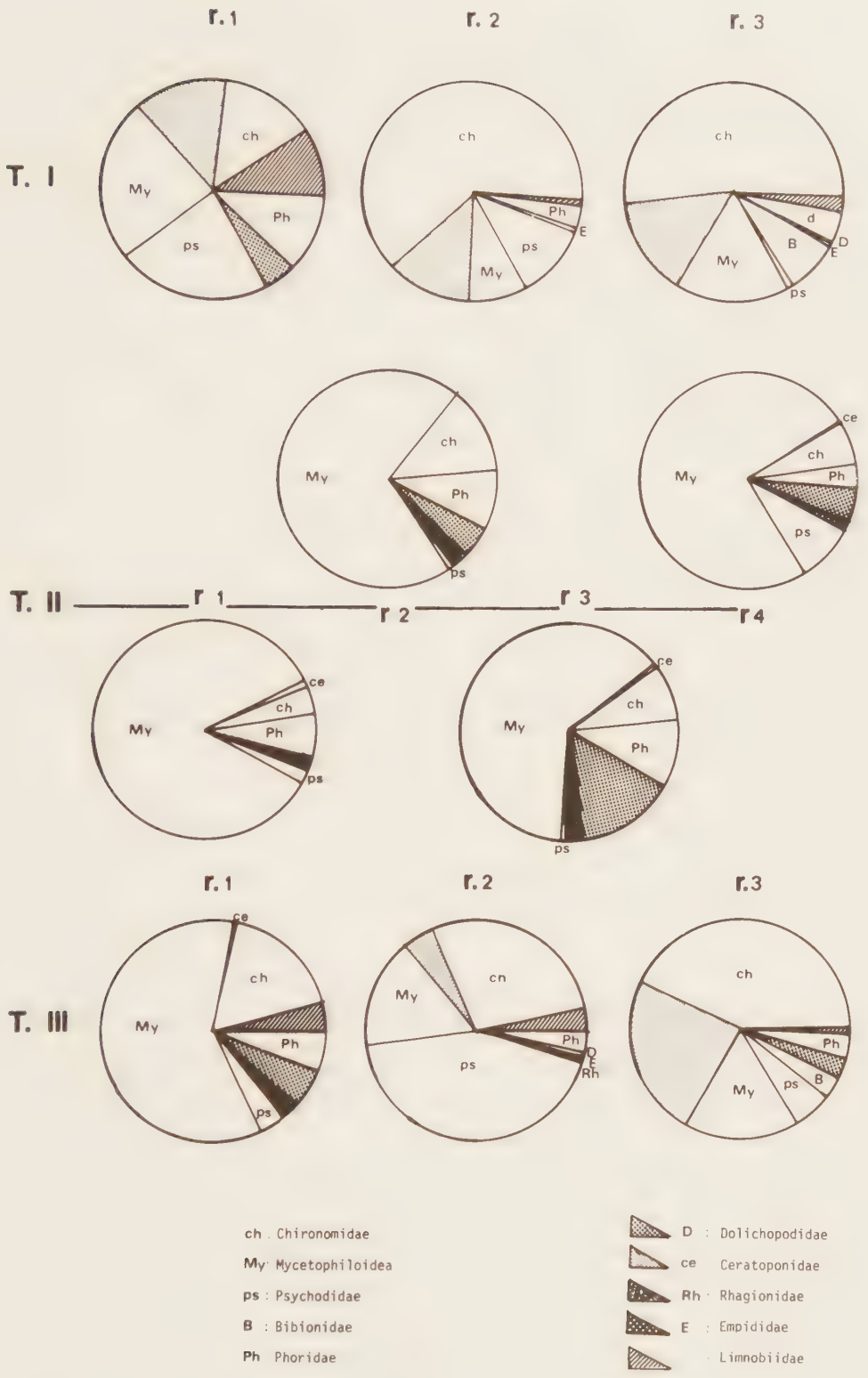


Fig. 49bis - Représentation graphique des pourcentages numériques des principales familles de Diptères peuplant les transects de Villeneuve-Mouazé en 1969.

Les populations de *Psychodidae* ne sont pas obligatoirement présentes dans tous les milieux hydromorphes ; elles sont abondantes à Mouazé, alors que leur fréquence diminue très sensiblement dans les différentes stations du Chatenay. Les *Phoridae* constituent,quant à eux, l'une des familles réparties dans la plupart des milieux étudiés avec des fréquences relativement stables.

La répartition des *Limnobiidae* dans les stations les plus nettement hygrophiles, nous amène à des conclusions préliminaires voisines de celles de HADLEY (1968). Toutefois ces Diptères exigent d'autres propriétés du milieu liées à l'état hydrique et à la texture du sol ; ces deux caractères étant très souvent en étroite corrélation. On peut constater la présence de *Limnobiidae* dans les biotopes hygrophiles à texture argilo-limoneuse ou limono-argileuse (St. IG, V, et T_I , T_{II}) alors que leurs espèces sont plus rares dans les sols hygrophiles à texture plus sableuse (St. II).

Les *Empididae* semblent constituer une part mineure de cet ensemble si l'on en juge par la fréquence des éclosions alors qu'au contraire, les espèces présentes sont en réalité très nombreuses. Le plus grand nombre d'espèces est connu des stations du Chatenay ou des rangs supérieurs de Mouazé (T_2r1, T_2r2, T_3r1). Ces Insectes sont totalement absents des rangs de Mouazé, submergés pendant une partie de l'hiver ou présentant des conditions hydriques proches de cet état, rendues plus évidentes par la mesure des niveaux piézométriques ; ces conditions sont réalisées en T_1 r2, r3 et T_3 r3.

Cette famille semble donc,par l'examen des résultats numériques, posséder une très large répartition de ses gîtes larvaires. Il en est de même des *Dolichopodidae* dont la fréquence également très faible, s'accompagne d'une très grande variété d'espèces, peuplant la plupart des biotopes étudiés.

B - ETUDE CORRELATIVE DES POPULATIONS DE QUELQUES FAMILLES A LARVES PREDATRICES.

Bien que les familles choisies ne représentent qu'une petite partie des Diptères recueillis, nous avons tenté de réaliser une approche plus fine de la caractérisation des différents types de liaisons écologiques Insectes - sol en analysant dans le détail les résultats obtenus chez les *Limnobiidae*, *Empididae*, *Dolichopodidae* et *Rhagionidae*. Du point de vue des équilibres biologiques du sol, ces Insectes représentent la presque totalité des larves prédatrices de Diptères récoltés dans ce milieu, ce qui donne à notre choix une signification biologique et écologique précises. Parmi ces quatre familles dont il sera exclusivement question dans le développement qui suit, ce sont les *Limnobiidae* qui représentent la biomasse la plus importante pour un nombre d'espèces relativement peu élevé.

	Station VILLENEUVE-MOUAZE										Station LE CHATENAY					
	Transect 1			Transect 2				Transect 3			St. I		St.II	St.III	St.IV	St.V
	r1	r2	r3	r1	r2	r3	r4	r1	r2	r3	D	G				
LIMNOBIIDAE.																
Ormosia sp.											1			1		1
Limnophila nemoralis Meig.	11	2			1				10			7	1	13		15
Limnophila sp. (ferruginea) Macq.	8	5	1							1						1
Molophilus bifilatus Ver.	35	2	33				2	5	13			50	1	20		20
Molophilus niger Goetg.	26		1					8	14	4		12	9			
Ilisia maculata Meig.	6		3						2							
Erioptera lutea Meig.	17		3									2	1			
Tricyphona immaculata Meig.	1		5					1					1	1		
Trichocera maculipennis Meig.																
Trichocera hiemalis Deg.								3	3							
EMPIDIDAE.																
Ocydromia glabricula Fallen				5		1					3	3				
Ocydromia melanopleura Loew.											1					
Bicellaria vana Collin					1	1		4								
Bicellaria subpilosa Collin						1										
Bicellaria spuria Fallen															1	
Hilara nigrina Fallen											2	13	2	2		12
Hilara maura Fab.						1										
Hilara chorica Fallen								1			2		2			
Hilara rejecta Collin					1								2			
Hilara fuscipes Fabr.															3	
Pararhamphomia atra Meig.				1												
Pararhamphomia tibiella Zett.											10	1	10			
Empis nigripes Fabr.								4	4							
Empis praevia Collin	1										1		1			
Coptophlaebia albinervis Meig.			1	1	2											
Tachydromia minuta Meig.															4	
Tachydromia sp.	1	1	2	2	5	2	2							1		
Tachydromia interpola Collin								3								
Tachydromia verralli Collin			1				3	1							3	
Tachydromia exilis Meig.			1													
Elaphropezza epphipiata Fallen				9	3	1	2									
Stilpon graminum Fallen		2	1		1				2	2						
Tachypeza nubila Meig.						2	1									
Drapetis arcuata Loew.																1
Hybos femoratus Müller											1	2	2	3		
Hybos culiciformis Fabr.															2	
Phyllodromia melanocephala Fabr.											1				1	2
Dolichocephala guttata Haliday													1			
Dolichocephala irrorata Fallen														1		
DOLICHOPODIDAE.																
Dolichopus plumipes Scop.	2	1	1		1			4	2			1				1
Dolichopus popularis Wied.														1		15
Sciopus platypterus Fabr.				1	1										7	
Campsicnemus loripes Hal.	1										1	3	4			1
Chrysotus sp (Collini)			2	1	15	53	26	4	2	15						
Chrysotus gramineus Fall.	3		1		2			9								
Chrysotus monochaetus Ku	1					1	2									
Chrysotus cilipes Meig.			12							2						
Hercostomus nigripennis Fallen				1	1											
Anepsiomyia flaviventris Meigen											27		14	1		
RHAGIONIDAE :																
Chrysopilus auratus Fabr.	5		1			1			4	5		6		4		
Rhagio scolopaceus Linné													1			
Rhagio lineola Fabr.											2	1	5			

Plus de 60 espèces ont été déterminées dans les différentes stations du Chatenay et de Villeneuve-Mouazé : 8 *Limnobiidae*, 3 *Rhagionidae*, 30 *Empididae*, 18 *Dolichopodidae* (tabl. 17) . Nous n'avons tenu compte, dans nos résultats que des espèces déterminées avec certitude. Il ne nous a pas été possible de déterminer certains *Limnophila* ; d'autre part, les individus femelles de *Tachydromia* posent des problèmes taxonomiques insolubles au niveau spécifique; dans ce cas, notre approche ne dépasse pas le niveau des groupes d'espèces définis par COLLIN (1961). Chez les *Dolichopodidae*, le genre *Chrysotus*, caractéristique de certaines pelouses (T_2 r2) comprend essentiellement deux espèces : *Chrysotus collini* et *Chrysotus gramineus*. Cependant, la détermination de quelques autres individus de ce genre n'a pas été possible et il est probable que des espèces de diagnose fort délicate soient nouvelles pour la science parmi les individus non identifiés. Précisons toutefois, que plus de 95 % des populations recueillies ont été déterminées pour les espèces appartenant aux quatre familles citées ci-dessus , ce qui nous autorise à tirer quelques conclusions générales du résultat de nos recherches.

1) Diversité des peuplements :

Il n'existe pas actuellement de technique permettant d'évaluer avec certitude la population exacte d'un échantillon de sol, quelque soit le groupe zoologique donné ; c'est pourquoi nous utilisons des indices qui, à condition de ne pas leur attribuer une valeur explicative qu'ils n'ont pas, favorisent tout de même la comparaison entre différents types de milieux.

Il existe un rapport entre le nombre d'individus recueillis, le nombre d'espèces et le volume ou la surface de chaque prélévement. Cette relation peut être utilisée dans la comparaison entre les différentes stations prospectées et peut s'exprimer par l'indice de diversité α de FISCHER-WILLIAMS (*in* BONNET,1964) calculé à partir de la formule suivante :

$$N = \alpha \log \left(1 + \frac{T}{\alpha}\right)$$

N = nombre d'espèces présentes,
T = Nombre total d'individus de toutes les espèces,
Log = logarithme neperien.

En pratique, des abaques permettent de connaître directement la valeur de α en fonction de N et T.

Les valeurs prises par cet indice sont révélatrices de la variabilité des stations prospectées, bien qu'une interprétation des résultats soit indispensable :

Valeur de α dans les stations prospectées :

Stations du Chatenay :

ID	IG	II	III	IV	V
N=12 α = 5 T=52	N=12 α = 3,5 T=101	N=16 α = 6,9 T=67	N=13 α = 6 T=51	N= 7 α =3,8 T=21	N=12 α = 4,1 T=73

Villeneuve-Mouazé :

	T_1	T_2	T_3
r1	N = 15 α = 4,8 T = 122	N = 9 α = 5,4 T = 23	N = 14 α = 6,3 T = 51
r2	N = 6 α = 4 T = 13	N = 13 α = 7 T = 36	N = 11 α = 4,3 T = 57
r3	N = 15 α = 6 T = 68	N = 11 α = 4 T = 67	N = 7 α = 3 T = 31
r4		N = 9 α = 3,5 T = 41	

Au Chatenay, la valeur la plus faible de α est obtenue à la Digue de l'étang (St.IV), elle est proche du résultat de la station du Moulin (St.V) bien que les causes soient totalement différentes. En station V, cet indice, très faible, tient à un nombre relativement grand d'individus récoltés pour quelques espèces parmi lesquelles figurent des *Limnobiidae*, des *Dolichopodidae* et des *Empididae* ; alors qu'en station IV, il indique une pauvreté en individus ainsi qu'en espèces. Il en est de même à Villeneuve-Mouazé où cet indice prend dans les transects T_2 et T_3 des valeurs de plus en plus faibles depuis les rangs supérieurs et secs jusqu'aux rangs plus humides. En T_1, les résultats obtenus sont moins nets pour des raisons qui seront développées à propos des variations des conditions régnant dans chaque station.

Notons enfin les valeurs importantes rencontrées en station II de bordure du ruisseau entre les deux étangs. Cet indice, comme son nom l'indique n'est pas une affirmation en soi, il doit être complété par d'autres remarques et par une exploitation plus poussée des résultats.

2) Mise en évidence de corrélations entre les peuplements :

La comparaison des populations recueillies est rendue délicate par le grand nombre des espèces récoltées. Le traitement des données a occasionné à plusieurs reprises (JACCARD,1902 ; SØRENSEN 1948 ; ODUM, 1950) la définition de divers coefficients d'affinité, ou de communauté, dont chacun se justifie dans le cadre de la recherche de l'auteur, mais présente en contre-partie certaines imperfections soulignées récemment (BONNET,1964).

Nos préoccupations étant surtout de comparer des peuplements du point de vue qualificatif, il nous a paru dans l'immédiat, plus important, de noter la présence ou l'absence d'une espèce.

Notre but dans ce paragraphe est de superposer aux descriptions basées sur les renseignements d'ordre phytosociologique et pédologique, des répartitions des espèces caractéristiques dans les limites de nos prospections . Le coefficient de Bravais-Pearson (modifié par BONNET,1964) paraît le mieux convenir au but recherché en comparant tous les relevés deux à deux :

Ce coefficient est obtenu par la formule :

$$r = \frac{ad - bc}{\sqrt{(a+b)\,(a+c)\,(b+d)\,(c+d)}}$$

dans laquelle pour deux relevés A et B :

a = espèces communes à tous les relevés ;
b = espèces présentes dans le relevé A et absentes du relevé B ;
c = espèces présentes dans le relevé B et absentes du relevé A ;
d = espèces connues de la localité mais absentes des deux relevés.

La prise en considération des espèces absentes de deux relevés d'une localité donnée est primordiale dans notre étude, d'après la valeur importante du coefficient de diversité dans nos stations. Les valeurs de a, b, c, d sont obtenues par la construction d'une table de contingence " absence - présence " entre les deux prélévements à comparer :

Exemple : Calcul du coefficient r entre les émergences annuelles en 1969 des stations IG et II de la localité du Chatenay.

Espèces	IG	II
Erioptera lutea	+	+
Limnophila nemoralis	+	+
Holophilus niger	+	+
Holophilus bifilatus	+	+
Rhagio lineola	+	+
Hilara nigrina	+	+
Pararhamphomia tibiella	+	+
Hybos femoratus	+	+
Campsicnemus loripes	+	+
Dolichopus sp.	+	+
Tricyphona immaculata		+
Rhagio scolopaceus		+
Hilara rejecta		+
Hilara chorica		+
Empis praevia		+
Dolichocephala guttata		+
Anepsiomia flaviventris		+
Gonomia sp.	+	
Chrysopilus auratus	+	
Dolichopus popularis	+	
Argyra diaphana	+	
Ocydromia melanopleura	-	-
Ocydromia glabricula	-	-
Dolichopus plumipes	-	-
Sciopus platypterus	-	-
Achalcus flavicollis	-	-
Xanthochorus ornatus	-	-
Diaphorus sp.	-	-
Tachydromia verralli	-	-
Tachydromia minuta	-	-
Drapetis arcuata	-	-
Ormosia sp.	-	-
Hilara fuscipes	-	-
Megacyttarus crassirostris	-	-
Xanthempis stercorea	-	-
Hybos culiciformis	-	-
Bicellaria spuria	-	-
Phyllodromia melanocephala	-	-
Dolichocephala irrorata	-	-

Table de contingence :

St. IG = A

St.II = B

	Espèces présentes	Espèces absentes	Totaux
Espèces présentes	10a	7b	17
Espèces absentes	4c	18d	22
Totaux	14	25	39

r = 0,42

Ce coefficient r est égal à la racine carrée du carré moyen de contingence Φ^2 de K. PEARSON ; il varie entre la valeur négative -1 et la valeur positive +1, s'annulant pour ad-bc = 0 . Il a été calculé pour toutes les stations, prises deux à deux ; d'abord séparément dans chacune des localités, en ne tenant compte que des espèces présentes dans la localité étudiée (ex. : Le Chatenay), puis globalement dans une seconde série de calculs où l'on tenait compte des résultats acquis au Chatenay et à Villeneuve-Mouazé pendant l'année 1969. Dans cette seconde série de calculs, le nombre total d'espèces possibles est en conséquence plus grand, ce qui entraîne une modification légère des valeurs de r .

Deux méthodes graphiques permettent de rendre compte de l'ensemble des résultats obtenus :

a - *Méthode des polygones* (BONNET,1964).

Les différentes stations à comparer sont figurées par des points équidistants sur une circonférence. Les stations présentant entre elles un certain degré d'affinité sont réunies par un trait. Ce degré d'affinité est apprécié par la valeur du coefficient r , pour une valeur positive égale ou supérieure à + 0,30 (fig. 50,51 a) , il indique une parenté entre les deux stations comparées (t > 10) ; au contraire les valeurs négatives (fig. 50,51 b) annoncent, dans une certaine mesure, une dissociation entre les espèces présentes dans l'une et l'autre des populations. Un noyau d'affinité sera constitué par la réunion de plusieurs stations toutes liées entre elles par un coefficient de valeur positive suffisante. Ces noyaux apparaissent sur les représentations graphiques comme un polygone dont les sommets sont les stations, et dont tous les côtés et aussi toutes les diagonales correspondent à des coefficients de valeur positive suffisante.

b - *Tableau à double entrée* (méthode d'analyse différentielle de CZEKANOWSKI, 1909).

La représentation graphique aboutit à construire un tableau à double entrée où les valeurs du coefficient r sont symbolisées par des carrés se distinguant par une ornementation différente . Les stations présentant entre elles une forte affinité sont regroupées de manière à constituer des ensembles isolés et nettement visibles (fig. 52).

Contrairement à ce que l'on pouvait attendre, les stations du Chatenay ne forment pas entre elles un noyau d'affinité (fig. 50,a). La parenté entre les peuplements des stations sableuses ou sablo-limoneuses des rives du ruisseau entre les deux étangs n'est pas complète puisque ID et IG ont entre elles

un coefficient r voisin de 0 ; chacune de ces deux stations présente, paradoxalement, une affinité assez grande avec la station II , de même que la station IG est proche par son peuplement de celle du Moulin. Dans cet ensemble, il nous paraît essentiel de noter l'isolement de la digue de l'étang déjà remarquable au niveau des caractéristiques phytosociologiques et pédologiques (fig. 50 b).

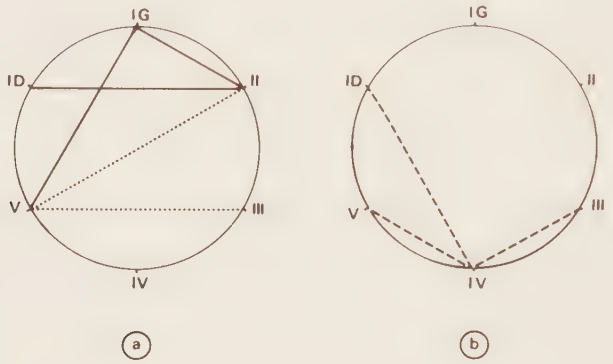


Fig. 50 - Coefficients de corrélation entre les stations du Chatenay (1969).(Méthode des polygones). Traits pleins : r > 0,30 ; pointillés : 0,20 < r < 0,30 ; en tirets : r < -0,20.

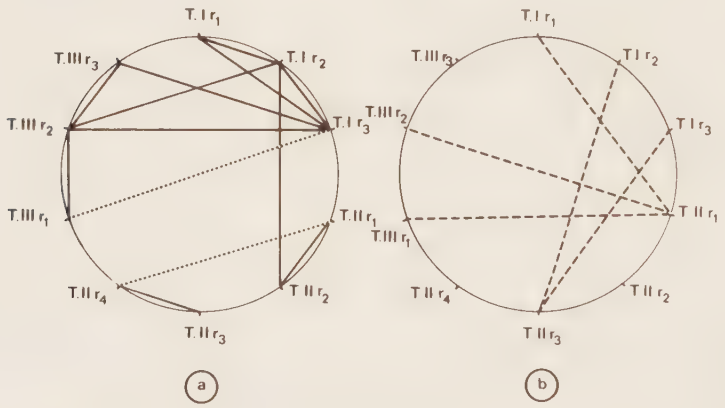


Fig. 51 - Mise en évidence des noyaux d'affinité à la station de Villeneuve-Mouazé (Méthode des polygones). (Mêmes symboles que figure 50).

A Villeneuve-Mouazé, nous avons distingué trois noyaux d'affinité particulièrement nets (fig. 51 a) :

N_1 : T_1 r1 , T_1 r2, T_1 r3 ;
N_2 : T_1 r3 , T_1 r2, T_3 r2 ;
N_3 : T_3 r2 , T_3 r3, T_1 r3 .

Ces résultats montrent l'importance des facteurs du milieu et en particulier celle de l'hygrophilie sur la forme du peuplement diptérologique ; en effet, il est certain que les stations réunies montrent une grande parenté par leurs autres caractéristiques . Ces résultats montrent aussi par comparaison avec ceux obtenus au Chatenay, que ces considérations ne sont pas seules en jeu puisque les affinités phytosociologiques et pédologiques entre les différentes stations sont également très proches.

Certains résultats semblent, au contraire, se superposer parfaitement aux conclusions de nos descriptions préliminaires :
-- absence d'affinité entre la station IV et toutes les autres stations du Chatenay, la même remarque s'adressant aux rangs T_2 r1 et r2 (stations du talus) par rapport à tous les autres transects sauf T_1 r2 ;
-- dissociation complète entre les deux premiers rangs et les deux derniers de T_2 qui se superposent exactement à l'existence,dans ces deux derniers, d'horizons remaniés il y a quelques années par un labourage Br.

L'importance possible du facteur géographique sur la caractérisation de nos biotopes a pu être appréciée par le calcul de r, entre toutes les stations et transects du Chatenay et de Villeneuve-Mouazé. En plus des affinités déjà constatées entre les stations propres à chaque localité, et bien mises en évidence en N_2 et N_3 (fig. 52), il apparaît une parenté (N_1) entre T_1 r1 , St. II et IG , provoquée par la présence simultanée de plusieurs *Limnobiidae Dolichopodidae*, alors qu'il n'existe pas d' *Empididae* communs à ces deux stations .

Notons enfin les valeurs positives et significatives de r entre T_3 r1 et St.ID, ainsi qu'entre T_1 r2 et St.V dues également à une communauté faunistique des *Limnobiidae* et des *Dolichopodidae*.

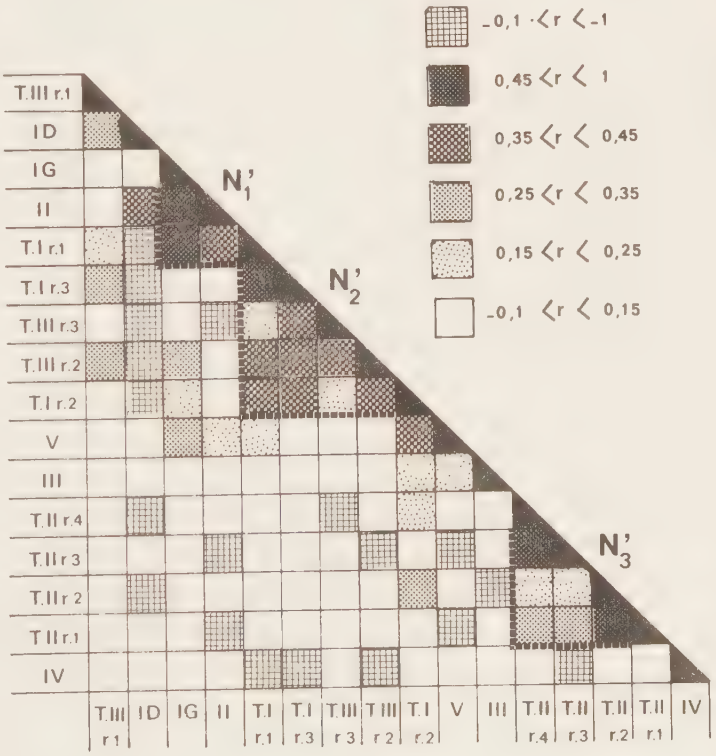


Fig. 52 - Mise en évidence des corrélations entre toutes les stations prospectées en 1969. Méthode d'analyse différentielle de CZEKANOWSKI (1909).

En définitive, parmi les *Empididae* communs aux deux localités, les plus caractéristiques sont *Hilara chorica, Hilara nigrina, Pararhamphomia tibiella, Ocydromia glabricula.*

o
o o

A la suite de cette étude des affinités entre divers biotopes, il semble évident que les différentes espèces ne subissent pas au même degré de sensibilité, les multiples facteurs du milieu . Cette remarque se vérifie chez les représentants de plusieurs familles :

-- Les *Rhagionidae* sont liés étroitement à une forte teneur en eau du sol, aussi bien dans les biotopes de texture limoneuse que sablo-limoneuse. Il en est de même pour les *Limnobiidae* qui semblent de plus être mieux représentés dans les sols limoneux ou limono-argileux riches en matière organique (Station V du Moulin, Station IG, transect$_1$ r1).

-- Les *Dolichopodidae* présentent une répartition beaucoup plus large dans la mesure où ils possèdent une plus grande diversité spécifique. D'une manière générale, les espèces *Dolichopus plumipes* et *Dolichopus popularis* sont exclusives, de milieux particulièrement hygrophiles aussi bien au Chatenay (St. I, II, III, V) qu'à Villeneuve-Mouazé (T_1 r1, r2, r3). Dans les stations mésophiles, apparaissent dans l'une et l'autre des deux localités *Sciopus platypterus* et surtout les diverses espèces du genre *Chrysotus* . Nous sommes persuadé qu'elles doivent, dès à présent, être considérées comme réparties de manière très précise, et qu'elles peuvent atteindre une densité importante, supérieure à 150 individus au m2 dans certaines pelouses pâturées, (tabl.17). Les émergences obtenues sur trois années consécutives au Chatenay montrent par leur constance, la signification écologique de ces espèces. D'autres interprétations devraient encore se dégager de ces résultats, mais elles n'apparaissent pas au niveau des *Dolichopodidae* chez lesquels, contrairement aux *Empididae*, nous n'avons qu'une connaissance limitée de la biologie des larves ou des imagos.

C - ETUDE DE LA REPARTITION DES *EMPIDIDAE*.

Une trentaine d'espèces ont été recueillies dans les stations de Villeneuve-Mouazé et du Chatenay ; elles se répartissent entre les quatre principales sous-familles : *Tachydromiinae, Hybotinae, Empidinae, Hemerodromiinae* (tabl. 17). L'examen de la distribution des fréquences d'émergences par famille, révèle de façon très significative une répartition propre à chacun des biotopes et se confirment d'une année sur l'autre (années 1967, 1968, 1969 en station IV; 1968,1969 en station I, II, III, IV).

HYBOTINAE :
Ocydromia glabricula,
Ocydromia melanopleura
Bicellaria spuria
Bicellaria subpilosa
Bicellaria sulcata
Hybos femoratus
Hybos culiciformis

TACHYDROMIINAE :
Tachydromia minuta
Tachydromia interpola
Tachydromia verralli
Tachydromia exilis
Elaphropezza epphipiata
Stilpon graminum
Tachypeza nubila

HEMERODROMIINAE :
Phyllodromia melanocephala
Dolichocephala guttata
Dolichocephala irrorata

EMPIDINAE :
Hilara nigrina
Hilara maura
Hilara chorica
Hilara rejecta
Hilara fuscipes
Pararhamphomia atra
Pararhamphomia tibiella
Megacyttarus crassirostris
Empis nigripes
Empis praevia
Coptophlebia albinervis
Xanthempis stercorea

1) Répartition des principales familles :

La proportion des différentes sous-familles montre une nette dominance des *Empidinae* par rapport aux autres sous-familles, dans les stations humides du Chatenay : stations I, II, III et V, aussi bien en 1968 qu'en 1969. La fréquence des éclosions diminuant dans la station IV sans jamais s'annuler.

A Villeneuve-Mouazé (fig. 53 A), le maximum des émergences est noté en T_3 r1 et r2, alors que toutes les espèces disparaissent des rangs submergés pendant les mois d'hiver, il semble donc que la répartition des *Empidinae* soit limitée par le degré d'hygrophilie.

Parmi les autres sous-familles (fig. 53 B) , celle des *Tachydromiinae* paraît au contraire confinée à des conditions différentes, puisqu'elle n'est représentée au Chatenay que dans la station IV et à Mouazé dans les trois transects, mais plus particulièrement en T_2.

La famille des *Hybotinae*, mieux représentée que celle des *Hemerodromiinae*, n'atteint jamais la fréquence des *Empidinae*, dont elle suit la répartition dans les transects de Mouazé. A la station du Chatenay, ces *Hybotinae* ne sont absents que dans la station du Moulin.

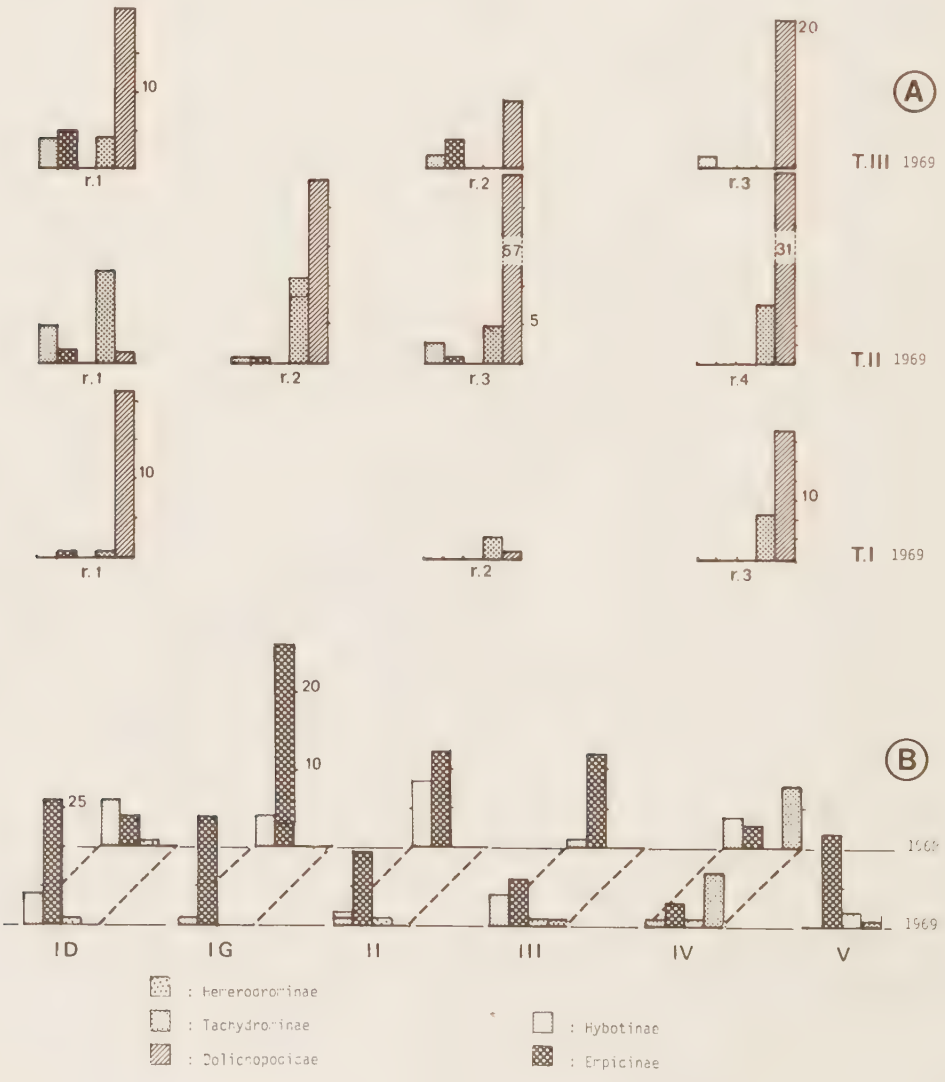


Fig. 53 - Résultats par sous-familles des émergences d'*Empididae*. A - aux transects de Mouazé (T1, T2, T3).- B - à la localité du Chatenay : ID, IG, II, III, IV, V .

Il semble, à la suite de ces quelques remarques préliminaires, qu'il existe une zonation des *Empidinae* par rapport au degré d'hygrophilie. Les *Hybotinae*, et les *Hemerodromiinae* sont trouvés dans les biotopes les plus mouillés, alors que les *Tachydromiinae* peuplent essentiellement les pelouses et landes mésophiles ; les *Empidinae* sont localisés dans les bordures d'étangs et ruisseaux mais ne pénétrent pas dans les biotopes submergés, leur présence dans les pelouses et landes mésophiles bien que plus discrète, annonce toutefois une large répartition et en conséquence une diversité plus grande des exigences écologiques.

2) Valeur indicatrice de quelques espèces.

La répartition écologique des familles vis à vis des caractéristiques hydriques devient plus nette chez certaines espèces:

-- *Dolichocephala irrorata (Hemerodromiinae)* est connu des stations très humides au pied des rochers suintants (VAILLANT, 1964). Sa présence en station II du Chatenay, ainsi que celle de *Dolichocephala guttata* à la queue de l'étang, indiquent donc des conditions proches de celles régnant dans le milieu aquatique . La texture sableuse de la station II et la couche superficielle à gravillons de la queue d'étang, paraissent en effet, réunir, pendant l'hiver, des conditions proches de celles du milieu aquatique. La récolte en 1969 de larves de *Dolichocephala* dans les graviers de la queue d'étang renforce nos conclusions sur la forte hygrophilie de cette station.

-- *Phyllodromia melanocephala* par sa présence en station IV et en station V , ne semble pas lié à un milieu aquatique mais comme le confirment les récoltes des larves, dans des types d'humus à dégradation lente (C/N élevé), et qui, de ce fait présentent un horizon A_0 développé (TREHEN, 1968). La recherche des formes larvaires de cette espèce a été particulièrement fructueuse à la station de Maxent$_1$ dans un *mor* forestier, ou humus brut (voir page 136, pl. VI) . Cette station nous a permis de récolter pendant plusieurs années consécutives un nombre important de ces larves, entre les mois de janvier et de juin, date à laquelle apparaissent les imagos. Nous avons tenté d'exprimer la forme de la distribution spatiale de l'espèce, par la fréquence moyenne des captures par prélévement (400 cc) mais aussi par la dispersion des fréquences, (tabl. 18).

Sur 29 prélèvements effectués entre décembre 1967 et février 1968 92 larves ont été obtenues, la moyenne des captures pour 400 cm2 est de 3,17 pour une valeur de la variance de 5,38. La forme de cette distribution ne s'écarte pas significativement d'une distribution de POISSON, le x2 obtenu , étant de 10,16, pour une valeur théorique (0,05) de 15,507. (fig. 54).

Prélèvements	0	1	2	3	4	5	6	7	8	9	D.L. = 8 X^2 0,05 = 15,507
Fréquence des prélèvements = n	1	8	4	3	6	2	2	1	1	1	$\Sigma n = N = 29$ $\Sigma x = n = 92$
Individus capturés = x	0	8	8	9	24	10	12	7	8	9	$\bar{x}$ = 3,17 S^2 = 5,38
Px x N loi de POISSON = φ	1,6	3,77	6,09	6,43	5,16	3,27	1,74	0,29	0	0	T = S = 32
$\frac{n - \varphi^2}{\varphi}$	0,02	4,97	0,72	1,82	0,13	0,49	0,04	0,17	0,9	0,9	X^2 = 10,16
loi normale Φ	1,97	3,23	4,40	4,97	4,67	3,68	2,40	1,28	0,5	0,21	
$\frac{n - \varphi^2}{\varphi}$	0,47	6,74	0,03	0,78	0,37	0,76	1,06	0,06	0,5	0,29	X^2 = 11,06

Tabl. 18 : Résultats numériques et calcul théorique des distributions spatiales de *Phyllodromia melanocephala*, à la station de Maxent (*mor forestier*).

Cette espèce est,de plus,associée dans cet humus à *Hilara nigrina* (TREHEN, 1968); ainsi que dans la plupart des *mor* ou *moder* caractéristiques de la chênaie hêtraie atlantique. D'autres espèces indiquent une tendance mésophile du substrat : *Tachydromia verralli*, *Tachydromia minuta*. Ces deux espèces, exclusives de la station IV à la digue de l'étang, semblent bien caractériser cette mésophilie, propre au talus. La première de ces deux espèces a été obtenue en grand nombre, trois années consécutives à la Digue de l'étang (st. IV). Elle est absente de T_2 r1 et r2 où se récolte cependant en populations très denses, une autre espèces de *Tachydromia*, très proche sur le plan taxonomique.

-- *Elaphropezza ephippiata (Tachydromiinae)* présente aussi à ce niveau une valeur indicatrice certaine par sa fréquence, à la station de Mouazé en T_2 r1 et r2.

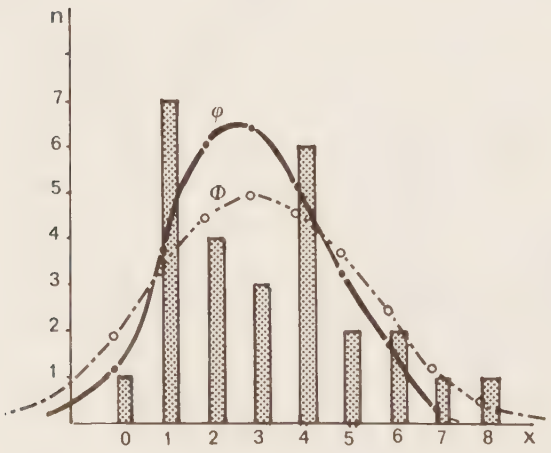


Fig. 54 - *Phyllodromia melanocephala*, larves. Ajustement des distributions de Poisson (φ) et de Gauss (Φ) à la distribution spatiale des larves d'*Hilara*, dans un *mor forestier* (Maxent, 1967-1968). Volume de prélèvement : 400 cc.

Les quelques espèces énumérées ci-dessus semblent caractériser les termes extrêmes de l'éventail des milieux prospectés ; plusieurs autres *Empididae* permettent de mieux discerner quelques étapes du passage graduel de l'un à l'autre :

-- Parmi les *Hybotinae*, *Hybos femoratus* est strictement limité aux biotopes humides des rives du ruisseau et de la queue d'étang du Chatenay ; répartition qui se superpose aux sols sableux ou limono-sableux, hygrophiles, puisque cette espèce est absente des transects de Villeneuve-Mouazé.

-- *Ocydromia glabricula* ,localisé aux stations ID et IG,présente des exigences moins strictes, par sa présence en T_2 r1 et r2.

3 - Etude de la répartition de quelques *Empidinae*.

a) *Valeur indicatrice :* Les espèces du genre *Rhamphomia* et *Empis (sensu lato)* sont généralement localisées aux stations les plus humides. Citons pour exemple au Chatenay : *Xanthempis stercorea* et *Megacyttarus crassirostris* dans la queue d'étang , *Empis praevia*, *Pararhamphomia tibiella* au ruisseau entre les deux étangs ; aucune de ces espèces n'étant présente dans la station IV. Les résultats obtenus au Chatenay sont confirmés dans les transects de Villeneuve-Mouazé où quelques espèces, beaucoup moins nombreuses, ont également été obtenues : *Empis nigripes* paraît caractériser la pelouse hygrophile des rangs 1 et 2 du transect 3, mais disparaît comme tous les *Empididae*, des rangs inondés : T_3 r3, T_1 r2 et T_1 r3.

Il paraît donc justifié d'attribuer aux *Empidinae* une répartition étroitement liée aux biotopes les plus hygrophiles, une distinction pouvant être faite d'après nos résultats entre les espèces des substrats sableux ou limono-sableux : *Megacyttarus crassirostris*, *Xanthempis stercorea*, *Pararhamphomia tibiella*, et les espèces des prairies hygrophiles à substrat limono-argileux : *Empis nigripes*.

Les résultats obtenus par la recherche directe des formes larvaires nous paraissent insuffisants pour être présentés comme une confirmation définitive des conclusions obtenues par les émergences. La raison de cette prudence tient à la densité très faible des populations, et à la difficulté qui en résulte pour affirmer qu'une espèce est absente d'un biotope.

A titre d'exemple, nous exprimons (fig.55) la fréquence des captures des larves de *Kriptempis livida* et de *Megacyttarus crassirostris* sur les stations du Chatenay, où la moyenne est d'environ un exemplaire pour dix prélèvements de 75 cm2 de surface. La répartition spatiale des larves est, de plus, du

type agrégé, ce qui entraîne parfois de nombreux échecs. Ces deux espèces sont, avec *Xanthempis stercorea*, réparties dans la plupart des rives de ruisseau, d'origine alluviale organo-minérale à texture sablo-limoneuse ou limono-sableuse : stations ID , II, III, ruisseau de Saint-Sulpice etc...

Les espèces plus petites, *Empis nigripes*, *Empis praevia*, ont été récoltées également dans les mêmes stations, ou dans des stations présentant une plus grande analogie avec celle des émergences :

Empis nigripes : prairie humide de la queue d'étang, substrat organo-minéral,de texture argilo-limoneuse ;

Empis praevia : Villeneuve-Mouazé et $Maxent_2$. Ces deux stations de bordure de ruisseau ont une texture argilo-limoneuse et une forte teneur en matière organique . La concentration des individus d'une même espèce est bien montrée par les résultats des captures de cette espèce. Sur plusieurs milliers de prélèvements de 75 cm2,effectués en quatre années, nous avons capturé les larves de cette espèce dans,seulement, deux séries de 10 prélèvements : 6 larves lors de 2 prélèvements de la première série à Villeneuve-Mouazé , les 4 autres en un seul prélèvement de la deuxième série à Maxent, au mois d'avril 1969.

b) *Etude de la vicariance écologique des* Hilara.

Les résultats numériques acquis aussi bien par les émergences, que par l'extraction directe des larves d'*Hilara*, montrent que les différentes espèces se distribuent très largement depuis les biotopes édaphiques les plus mouillés jusqu'aux zones les plus élevées de notre champ de prospection. Elles sont présentes dans des sols de texture très différente, depuis le sable limoneux (st. II) jusqu'au sol de texture argilo-limoneuse de Mouazé.

Trois années consécutives de piégeage nous ont amené à préciser par les émergences la localisation larvaire de 9 espèces de ce genre. Les résultats obtenus sont insuffisants pour permettre de préciser la répartition exacte de chacune d'entre elles,mais ils donnent une indication ponctuelle du gîte larvaire dans les conditions où nous avons opéré.

	T_2r3	St.IV	T_3r1	ID	IG	II	III	V
Hilara maura	+							
Hilara monedula		+						
Hilara fuscipes		+						
Hilara gallica		+						
Hilara interstinca		+						
Hilara becqueri		+						
Hilara chorica				+	+		+	
Hilara rejecta							+	
Hilara nigrina				+	+	+	+	+

Il existe une succession remarquable des différentes espèces, depuis les biotopes les plus mouillés jusqu'à la mésophilie :

-- *Hilara nigrina*, est bien caractéristique de toutes les bordures de ruisseaux, ainsi que des humus de forêt soumis à certaines conditions d'humidité.

-- *Hilara chorica* est présente dans les bordures de ruisseaux dont le drainage est suffisant (stations III, station LII de Lassy), mais n'a pas été trouvé dans les humus forestiers.

-- *Hilara fuscipes*, obtenu deux années consécutives à la Digue de l'étang, semble, de même que quelques autres espèces, indiquer une mésophilie.

-- *Hilara maura*, se situe au niveau le plus élevé des transects de Mouazé (T2r1) et peut être considéré comme l'espèce des biotopes les moins humides parmi ceux que nous avons prospectés.

Cette succession est un exemple de vicariance écologique, dans une succession allant de la vie aquatique à la vie terrestre, mais qui n'implique pas un sens donné à la filiation entre les différentes espèces considérées.

Prélèvements		0	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	
St. L$_1$ (Lassy, 1965)	Fréquence des prélèvements = n	13	10	11	7	6	4	1	0	2	1	1							Σn = N = 56 Σx = 138 x̄ = 2,46 S^2 = 5,78 σ = 2,40
	Individus capturés = x	0	10	22	21	24	20	6	0	16	9	10							
	Px x N = φ loi de Poisson	5,04	12,5	14,56	11,7	7,0	3,36	1,12	0,4	0,1	0	0							
St. L.I. (Lassy, 1966)	n	5	5	2	3	3	3	1	1	1	2								Σn = N = 26 Σx = 84 x̄ = 3,23 S^2 = 8,10 σ = 2,84
	x	0	5	4	9	12	15	6	7	8	18								
	φ	1,04	3,38	5,46	5,72	4,68	2,80	1,56	0,7	0,3									
St. L,II (1965)	n	6	11	4	1	1	1	4	0	4						1			Σn = N = 34 Σx = 117 x̄ = 3,44 S^2 = 15,95 σ = 3,99
	x	0	11	8	3	4	5	24	0	32						14			
	φ	1,12	3,74	6,46	7,14	6,12	4,28	2,38	1,15	0,34									
St. ID (Chatenay, 1968)	n	19	11	8	7	0	1												Σn =N = 47 Σx = 53 x̄ = 1,24 S^2 = 1,90 σ = 1,37
	x	0	11	16	21	0	5												
	φ	14,2	16,8	9,2	3,22	0,8	0,2												
St. II (1968)	n	14	1	5	5	1	0	2	1			1							Σn = N = 30 Σx = 59 x̄ = 1,96 S^2 = 6,44 σ = 2,53
	x	0	1	10	15	4	0	12	7			10							
	φ	3	6,9	7,8	6,0	3,36	1,5	0,6	0,3	0,1		0							
Queue d'étang (1968)	n	20	3	5															Σn = N = 28 Σx = 13 x̄ = 0,46 S^2 = 0,62 σ = 0,79
	x	0	3	10															
	φ	16,8	8,4	1,96															

Tabl. 19 - Résultats numériques et calcul théorique des distributions de larves d'*Hilara* sp. dans différentes stations de Lassy et du Chatenay.

c) *Aperçu sur la distribution spatiale des larves d'*Hilara.

Les résultats numériques indiquent également une variation extrême des fréquences d'éclosion ; elles sont en effet, pour une même surface, beaucoup plus importantes dans les stations de bordure de ruisseau (St. I, II, V) caractérisées par leur hygrophilie. Ces résultats sont confirmés par l'extraction des larves. Pendant les mois de décembre, janvier et février, la fréquence moyenne des individus extraits par échantillon de 75 cm2 de surface est beaucoup plus relevée dans les stations L. II limono-sableuses et L. I limono-argileuse de Lassy, en dehors de la zone inondable (tabl. 19, fig. 55) .

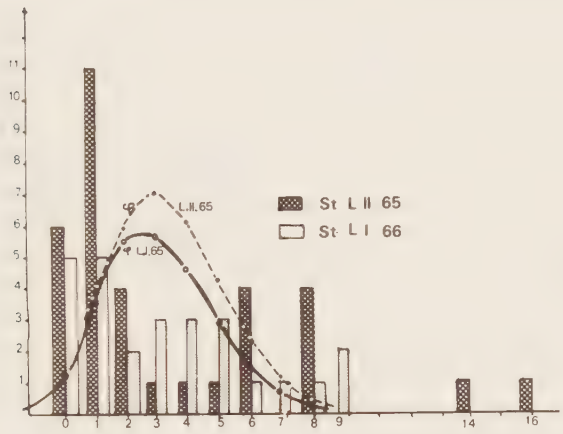


Fig. 55 - Ajustement de la distribution de Poisson (φ) à la distribution spatiale des larves d'*Hilara* sp. dans les stations L. I et L. II de Lassy.

Les stations des rives du ruisseau du Chatenay : St. II, puis St. ID et IG présentent des valeurs inférieures à celles de Lassy, mais bien supérieures aux résultats obtenus à la Digue de l'étang du Chatenay (St. IV) ou à la queue d'Etang (St.III) (fig. 56).

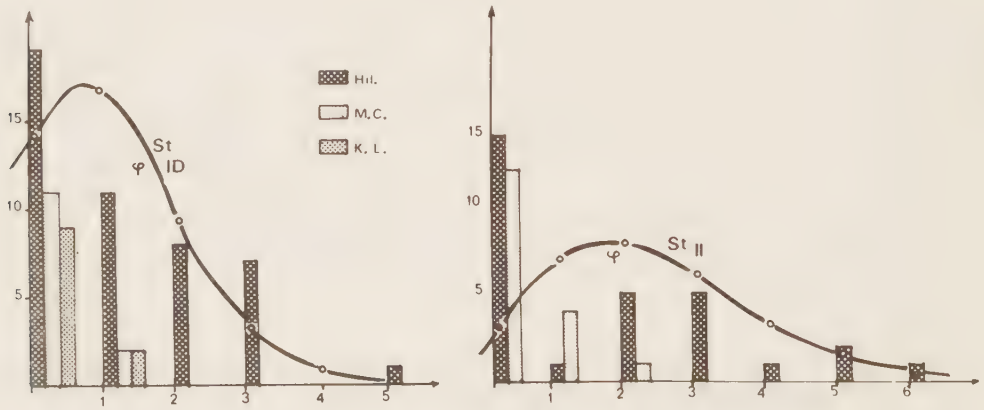


Fig. 56 - Ajustement de la distribution de Poisson (φ) à la distribution spatiale des larves d'*Hilara* dans les stations ID et II du Chatenay. Distribution spatiale des larves de *Megacyttarus crassirostris* et *Kriptempis livida*.

La dispersion des résultats autour des moyennes, appréciée par la variance, nous fournit des indications sur la distribution spatiale des larves. La variance est, dans tous nos résultats, supérieure à la moyenne, elle indique une agrégation de nos populations larvaires, celle -ci étant particulièrement nette en St. II de Lassy ($\bar{x}$ = 3,44 ; S^2 = 15,95) où l'on compte des prélèvements à 14 ou 16 individus alors que certains autres n'en contiennent qu'un seul ou en sont dépourvus. L'agrégation des populations larvaires diminue à la station L.I ou sur les rives du ruisseau entre les deux étangs, elle correspond à une distribution de fréquences proche de la loi de Poisson.

°
° °

Du point de vue écologique, la distribution des espèces telle que nous l'avons définie dans quelques exemples, ne constitue qu'une indication car elle est soumise de manière beaucoup plus nette que pour la plupart des autres groupes d'Arthropodes du sol à d'importantes fluctuations démographiques d'une année à l'autre. Il suffit pour cela de comparer les résultats des émergences de *Tachydromia verralli* à la station du Chatenay en 1967,1968 et 1969, ou celles de *Hilara nigrina* à la station ID en 1968 et 1969. Ces larves sont également sensibles aux variations saisonnières des conditions du milieu ; cette remarque se traduit de manière pratique dans l'extraction par la méthode de Tullgrenn. En effet, les résultats obtenus varient très significativement au cours de l'hiver. La fréquence moyenne des captures (fig. 57) augmente nettement au mois de novembre et se maintient à une valeur sensiblement constante jusqu'au mois de février dans la station de Lassy. A partir de ce moment, elle diminue progressivement pour s'annuler au mois de mai.

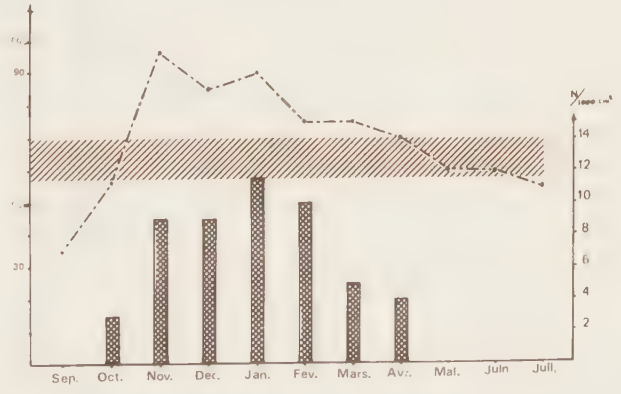


Fig. 57 - Variations saisonnières des résultats de l'extraction des larves d'*Hilara* sur 250 cm2 en fonction de la teneur en eau (% de la porosité totale).

L'apparition des larves au cours du mois de novembre coïncide d'une part avec la brusque augmentation de la teneur en eau du sol, d'autre part avec le passage à l'avant-dernier stade larvaire. Cette coïncidence permet aux différents individus une progression plus aisée dans le sol, et ainsi, donne un rendement supérieur de l'extracteur. Le mois de février correspond au début de la période où s'effectue le passage au dernier stade. Les larves, dès lors, présentent face à l'augmentation de la température, et à la diminution de la teneur en eau, une réaction comportementale d'enkystement dans une logette qui sera la logette nymphale si le déficit en eau du sol se maintient pendant suffisamment longtemps, et,si cette larve a pu se nourrir avant cet enkystement.

Cette réaction est, à elle seule, une preuve de l'importance des variations de certains facteurs du milieu dans cette étude.

D - RELATIONS ENTRE LES VARIATIONS DES CONDITIONS DU MILIEU ET LES FREQUENCES DES EMERGENCES.

1) Station du Chatenay.

La distribution spatiale des larves de Diptères du sol ne peut se comprendre sans une étude chronologique des émergences, et de leur coïncidence possible avec certains accidents au niveau des conditions microclimatiques.

La comparaison des émergences (tabl. 17) dans les localités du ruisseau entre les deux étangs (St. ID) , de la queue d'étang (St. III) et de la digue de l'étang (St. IV) montre qu'il existe en station ID une progression des fréquences d'émergences depuis le mois de mars jusqu'à un maximum atteint en juin (143) ; les dernières éclosions se produisant en août. Au contraire , la station de la queue d'étang est caractérisée par une forte densité au mois d'avril (420) alors qu'un autre maximum se produit au mois de juillet (175) . Enfin, il existe à la station IV de la digue du Chatenay une progression régulière aboutissant à un maximum en juin et se poursuivant jusqu'au mois d'août.

Il existe donc, en plus de la zonation spatiale des espèces, une zonation dans le temps sans doute soumise à des facteurs externes et internes intervenant de manière différente sur la biologie de ces espèces . Les constatations ci-dessus portent sur des grands nombres, ce qui leur confère une signification particulière ; ces résultats donnent aussi une plus grande signification aux conclusions sur les émergences des *Empidinae* qui portent sur des populations plus faibles.

En effet, l'étude des fréquences totales d'*Empididae*, montre dans les trois stations ID, IG, II, un maximum d'émergences en juillet, alors que la station III est beaucoup plus riche au mois de mai. Quant à la station IV le maximum s'y observe en juin, mais sans que les fréquences soient beaucoup plus importantes qu'au mois de juillet (fig. 58). Ces différences peuvent être mises en parallèle avec l'étude des variations de quelques facteurs du milieu édaphique :

-- la température :

Pour les enregistrements de température au niveau des stations III et IV, la couverture végétale moins grande et l'exposition sud de la queue d'étang (st.III) assurent dès le début du mois de juin des maxima de température de 23 à 24°, alors qu'au même moment ils ne dépassent pas 18° à la station IV.

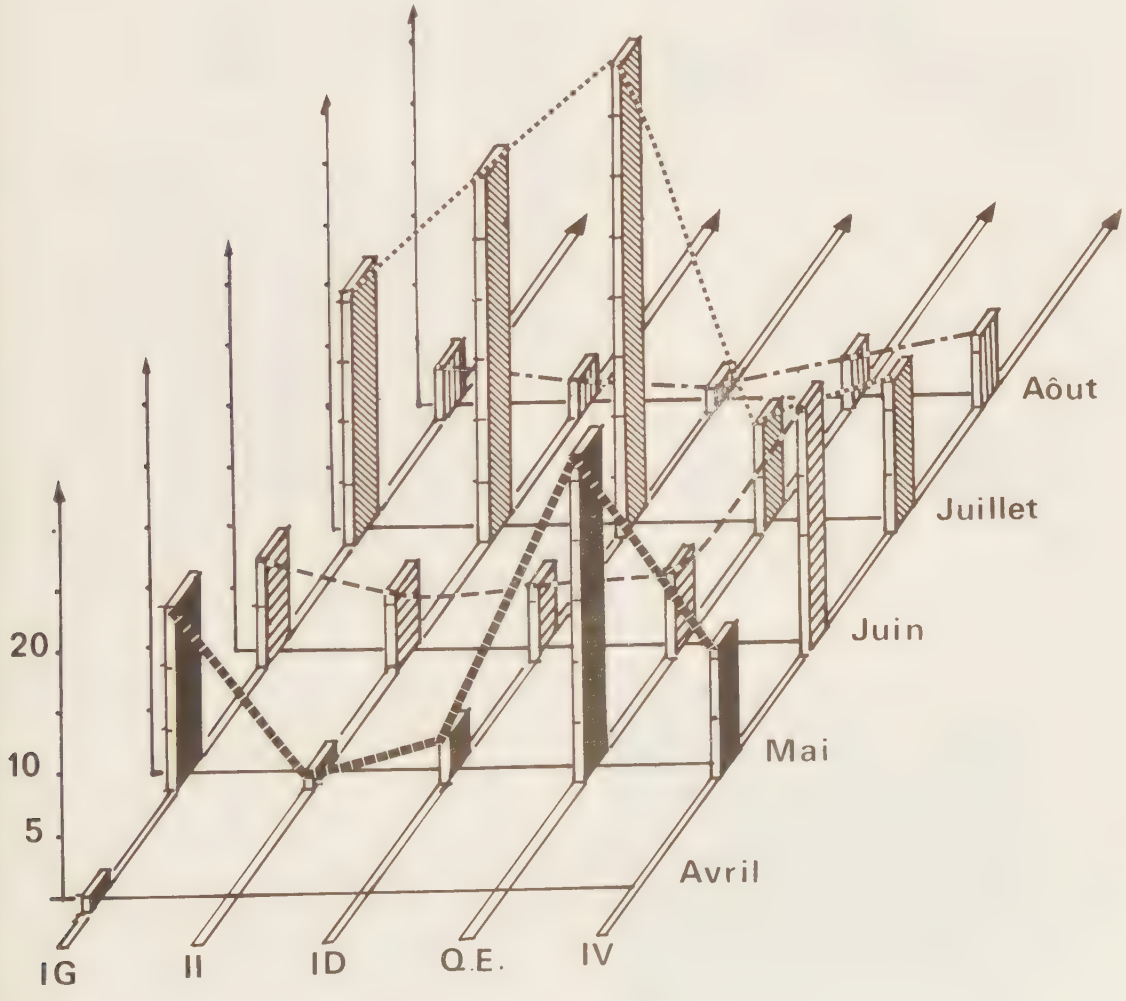


Fig. 58 - Représentation graphique de la chronologie des émergences d'*Empididae*, à la localité du Chatenay en 1969.

Bien que nous ne disposions pas d'un nombre suffisant d'enregistreurs pour équiper chaque station, nous pouvons affirmer que les écarts thermiques dans les stations I et II sont inférieurs ou égaux à ceux de la station IV.(fig. 59). La présence des deux maxima à la station III coïncide également avec le début de deux périodes, au cours desquelles les écarts thermiques journaliers sont très importants dans le sol ; la première période débute fin avril au moment où la station II, herbacée, ne constitue pas une protection suffisante, par la suite, au cours du mois de juin, l'effet isolant est maximal. Il diminue ensuite légèrement au mois de juillet et permet à nouveau de grandes variations journalières au début du mois d'août.

Fig. 59 - Maxima et minima hebdomadaires de température du sol en stations III et IV (sondes thermométriques Jules Richard).

a - à 5 cm de profondeur, au centre de chaque station ; b - à 5 cm de profondeur dans le fourré.

Il est probable que le mois de juin représente, dans ces biotopes, une période favorable au développement des deuxièmes générations de certains Chironomides et autres Nématocères, dont les éclosions se produiront ensuite au cours du mois de juillet et d'août.

-- les conditions hydriques :

La connaissance des variations de l'énergie de rétention de l'eau du sol, apporte, semble-t-il des éléments très importants sinon primordiaux dans le déterminisme des éclosions.

Ainsi, s'il a été bien établi que la station III (queue d'étang) est un"biotope" à situer dans les zones hygrophiles, il est également très important de préciser que son eau est,pour la plus grande part, due au ruissellement sur un sol très peu épais. Ceci explique pourquoi (fig. 60) la teneur de ce sol est proche de la saturation pendant les mois de novembre, décembre, janvier, février, mars et avril, et, explique aussi pourquoi elle subit une chute brutale (pF = 2 , puis pF = 2,7) dès le mois de mai, époque des premières et principales émergences. Au cours des mois de juin, juillet, août, cette teneur est comprise entre pF = 2,7, et ce qui indique le rôle joué à ce moment par la proximité du ruisseau dans le maintient d'un degré d'humidité suffisant pour le développement des espèces plus tardives.

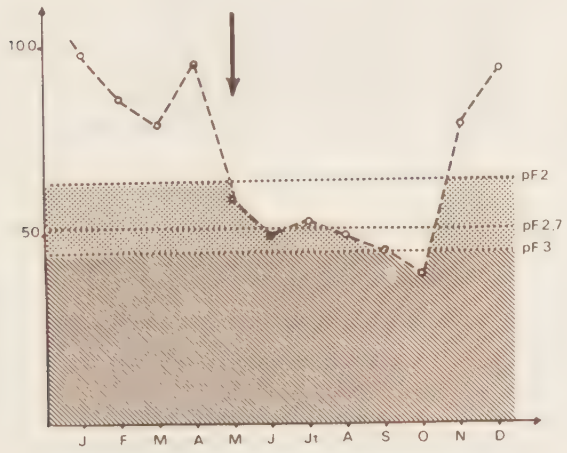


Fig. 60 - Station III. Variations saisonnières de la teneur en eau exprimées en énergie de rétention (pF).

A la station ID, la période pendant laquelle on note une chute de cette teneur en eau, est plus tardive et surtout beaucoup plus progressive, à cause des conditions de température très différentes ; la valeur pF = 2 n'est atteinte qu'au mois de juin, et le minimum correspond à une énergie de rétention inférieure à pF= 3.

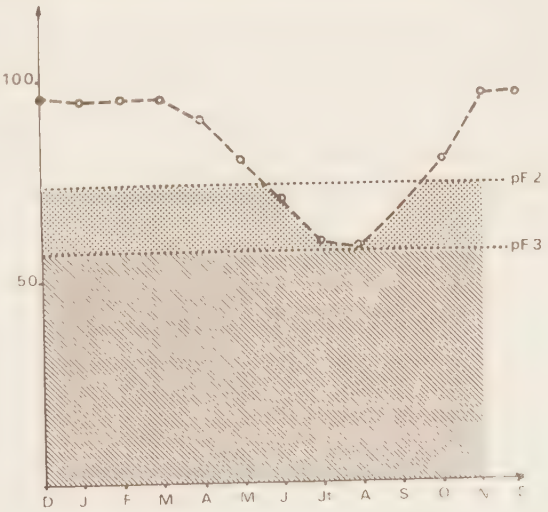


Fig. 61 - Station ID . Variations saisonnières de la teneur en eau exprimées en énergie de rétention (pF).

La station IV diffère enfin, des deux précédentes, par les valeurs atteintes en hiver ; en effet, en dehors des heures qui suivent les précipitations, l'énergie de rétention demeure constamment supérieure à pF = 2. D'autre part, elle se maintient à une valeur moyenne inférieure à 2,7 jusqu'au mois de juillet, ce qui permet de comprendre la succession des émergences en cette station pendant les mois de juillet et même le début du mois d'août.

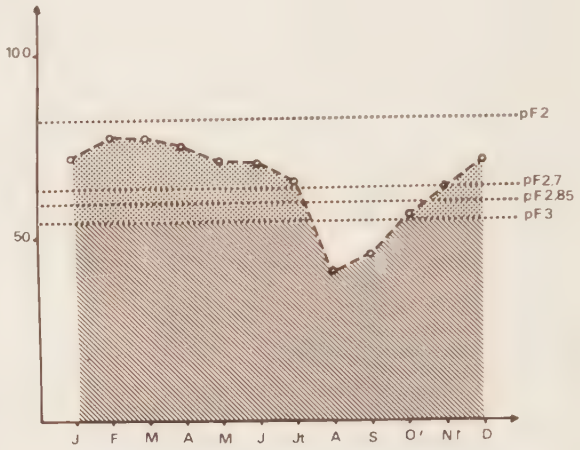


Fig. 62 - Station IV. Variations saisonnières de la teneur en eau exprimées en énergie de rétention (pF).

Il semble donc, à partir de ces données recueillies au Chatenay, qu'il y ait une étroite relation entre la localisation d'une espèce donnée et la période à laquelle se produit la nymphose ; en effet, pour ce qui concerne les *Empidinae*, il est indispensable que la larve, puis la nymphe puissent à ce moment être isolées du contact avec l'eau libre, soit par la construction d'une logette, soit par une teneur en eau inférieure à la capacité au champ pF = 2. Il nous a été possible de perturber la nymphose de larves de *Megacyttarus crassirostris* et *Kriptempis livida* en plaçant ces larves dans un milieu de gélose, au sein duquel elles ne se trouvent pas le matériaux, limons et argiles, qui maintiennent les parois de la logette ; ces larves sont mortes au mois de juin alors que de nombreux individus avaient donné des imagos dès le mois de mars dans les conditions d'élevage normales.

2) Station de Villeneuve-Mouazé.

-- *Température.*

Les enregistrements obtenus dans les horizons supérieurs (-5cm) ne mettent pas en évidence des écarts thermiques aussi importants qu'en station III du Chatenay : l'effet de protection est dû à l'abondante couverture végétale herbacée, formant une litière, fibreuse, dont le rôle isolant est très efficace. Il faut aussi remarquer que la pente générale nord de ce transect ne l'expose pas de la même façon aux rayons solaires. Il en résulte, aussi bien dans les résultats globaux que pour la seule famille des *Empididae*, une progression régulière des éclosions jusqu'au mois de juin en T_2 ou juillet dans les transects T_1 et T_3 plus mouillés (fig. 63). La seule exception concerne le rang r2 de T_1, au niveau duquel se produit dès le mois d'avril une brusque augmentation du nombre des

des éclosions de Chironomides correspondant à la fin de la période de submersion.

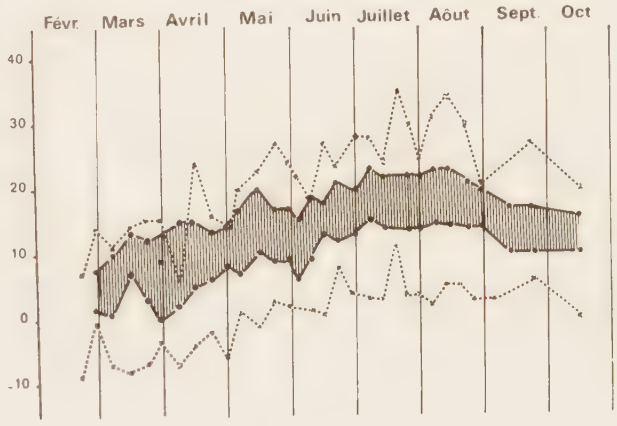


Fig. 63 - Maxima et minima hebdomadaires de température du sol dans le transect T_3 à Villeneuve-Mouazé, en fonction des variations de température atmosphérique sous abri (en pointillé).

-- *Niveau piézométrique :*

La remarque précédente montre le rôle de l'eau dans la répartition des émergences. Nous avons reproduit (fig. 64), les variations mensuelles des niveaux piézométriques dans chaque rang. Le niveau de l'eau aux mois de juillet et août 1969; montre une progression permettant de classer les transects. T_1 est celui dont la nappe est la moins profonde à cette époque de l'année, alors qu'en T_2 la roche-mère est atteinte au mois de juillet sans que nous ayions d'eau libre.

La différence la plus importante tient, comme nous l'avons déjà souligné, à l'existence d'une période de submersion, coïncidant avec une forte diminution et même la disparition des *Empidinae* (T_3 r3 , T_1 r2, T_1 r3).

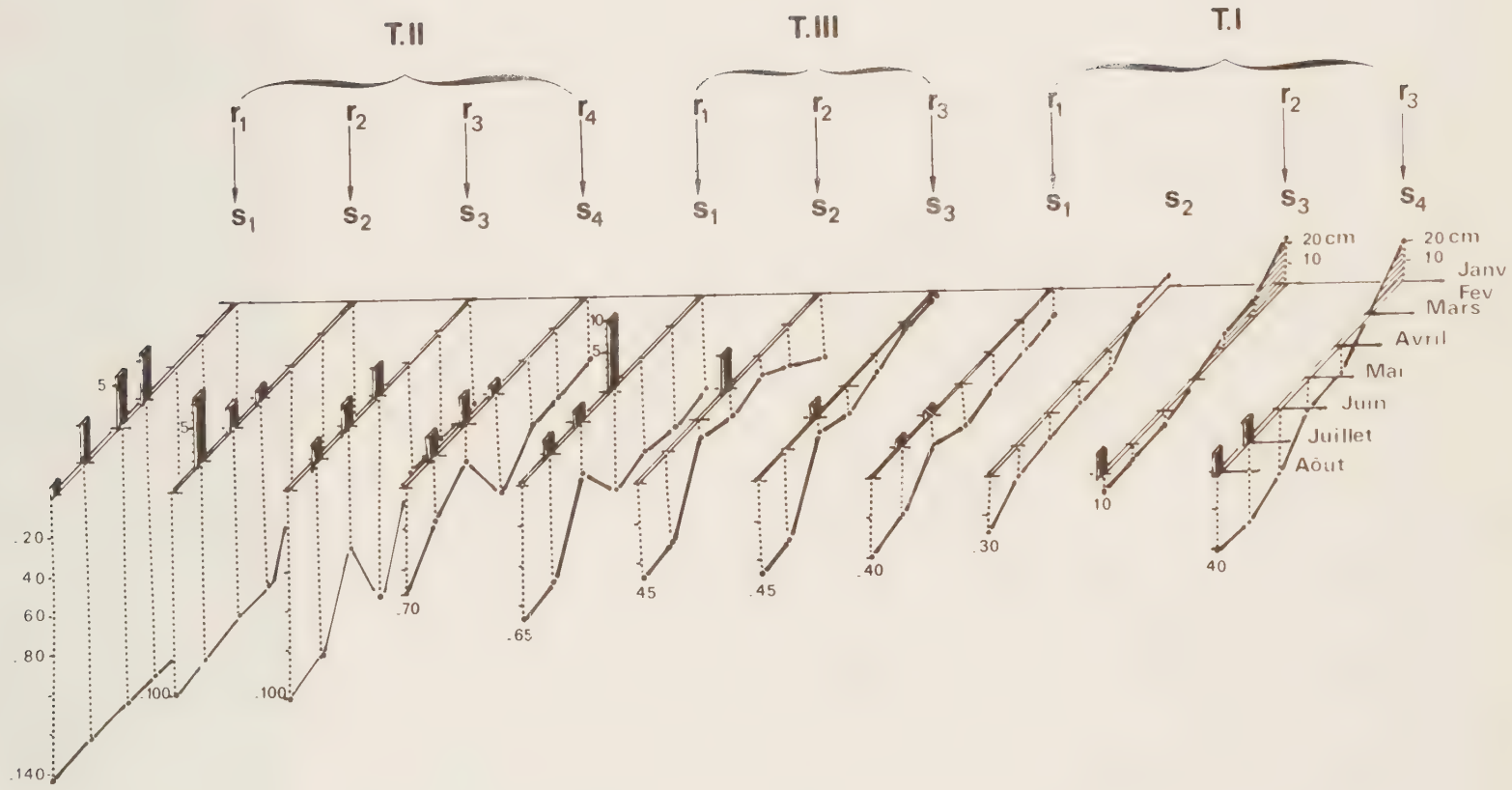


Fig. 64 - Distribution des fréquences d'émergences des *Empididae* en fonction des variations du niveau piézométrique à la station de Villeneuve-Mouazé. Expression de la profondeur de la nappe d'eau en centimètres. $S_{1,2,3,4}$: emplacement des piézomètres.

DISCUSSION.

Les critères phytosociologiques peuvent être considérés dans l'état actuel de nos connaissances comme des repères qui permettent de situer chacune des stations dans une zone végétale précise et de lui attribuer une place dans la série hydrarche.

Les critères pédologiques définissent le substrat dans lequel vivent les larves, c'est pourquoi leur connaissance présente une valeur écologique plus apparente. La dynamique de l'eau, étroitement liée aux caractères pédologiques, impose à chaque moment, les conditions dans lesquelles s'effectueront les mécanismes de la respiration, mais aussi d'autres fonctions essentielles pour l'organisme, parmi lesquelles l'excrétion et la régulation de l'eau etc.... (RAZET,1961 ; GHILAROV,1968).

L'ensemble des stations prospectées permet d'analyser le passage du milieu aquatique au milieu édaphique jusqu'à un niveau mésophile intermédiaire entre la pelouse et la lande. Nos différentes stations à Villeneuve-Mouazé et au Chatenay constituent, en définitive, deux séries distinctes par leurs caractéristiques hydriques et pédologiques ainsi que par les populations diptérologiques.

1) Dans la première série, l'influence des eaux de ruissellement est d'autant plus grande que l'épaisseur du sol est faible et le relief accidenté. Elle se traduit au niveau des caractères édaphiques par une remarquable variété des textures d'un niveau à l'autre. Les eaux de ruissellement imposent par la nature de la roche-mère une acidité du substrat corrélative d'une faible activité biologique au niveau des humus. Elle se traduit dans les analyses, par un rapport C/N très élevé. L'accumulation de débris organiques fins intimement mélangés par l'effet de l'érosion aux limons et argiles, crée des horizons caractéristiques favorables à certaines espèces détritivores et saprophages. Tenant compte de cet ensemble de facteurs, nous retenons dans cette série un niveau inférieur à gravillons et sables grossiers (+ 40 % du poids sec) dans lequel règnent pendant les mois de novembre à avril, des conditions hydriques proches de celles du milieu aquatique. Ce niveau existe en bordure de l'eau,au ruisseau entre les deux étangs (St.II), ainsi que sur le parcours des eaux de ruissellement à la queue d'étang (St.III). Les deux espèces caractéristiques de ce milieu particulier sont des *Hemerodromiinae* : *Dolichocephala guttata* et *Dolichocephala irrorata* déjà connus comme espèces aquatiques (VAILLANT, 1967).

Dans les substrats directement soumis à l'influence des eaux de ruissellement, il se produit une accumulation des sables fins et limons grossiers ainsi qu'un enrichissement en débris organiques fins (St. II et St, ID). Les textures deviennent progressivement sablo-limoneuses puis limono-sableuses dans les stations où se produit une accumulation plus riches en argiles, Tous ces substrats conservent une grande richesse en débris organiques et un rapport C/N supérieur à 23. Il existe dans toutes ces stations, un drainage suffisant pour éviter une submersion complète prolongée. Tout cet ensemble de conditions est propice au développement des larves de plusieurs *Empidinae* , dont quelques-unes paraissent de plus assez strictement cantonnées : *Megacyttarus crassirostris* et *Xanthempis stercorea* ; les autres espèces y dominant en nombre : *Hilara nigrina* et, *Pararhamphomia tibiella*. Deux *Hybotinae* sont également caractéristiques de ces biotopes : *Hybos femoratus* et *Ocydromia glabricula*.

Cette même série se poursuit alors, soit vers la forêt et l'humus brut (*mor forestier*) à Maxent, soit vers la pelouse et lande mésophiles. Au niveau de la pelouse et lande mésophile, les horizons humifères sont formés surtout par la dégradation sur place d'une litière foliacée plus ou moins recouvrante suivant l'importance de la strate arborescente. Les *Empidinae* sont beaucoup moins abondants en nombre et les *Tachydromiinae*, caractéristiques de ces biotopes (St.IV) sont *Tachydromia verralli* et *Tachypezza nubila*.

Le passage à l'humus de forêt à dégradation très lente (C/N = 28) est caractérisé par *Phyllodromia melanocephala (Hemerodromiinae)* ainsi que par *Hilara nigrina*, quand les conditions d'humidité du sol sont suffisantes . Ces deux espèces ne sont pas exclusives de ces biotopes puisqu'elles existent dans d'autres stations limono-argileuses hygrophiles du Chatenay (St.V) . Elles paraissent liées à un enrichissement du sol en débris organiques dans des conditions de très forte teneur en eau.

2) Dans la deuxième série, le sol est plus épais et l'érosion par ruissellement ne constitue plus le phénomène essentiel. L'analyse permet de constater contrairement à la série précédente une uniformité des types texturaux. Cette série est caractérisée à sa partie inférieure par une zone hydrophile inondée plusieurs mois. Le sol y présente en profondeur (-10) un pseudogley d'épaisseur variable, correspondant à l'importance des fluctuations de niveau de l'eau excédentaire. Ce pseudogley repose sur un gley dans lequel règnent pendant toute l'année des conditions d'anaérobiose par saturation en eau d'imbibition. Aucun Empidiné n'est rencontré dans ces niveaux submergés entre le

mois de mars et le mois d'août, alors que d'autres espèces aquatiques : *Chironomidae, Ceratopogonidae* et *Psychopodidae* y sont parfois très abondantes. Les niveaux immédiatement supérieurs diffèrent des précédents par l'absence de submersion ; ce sont les pelouses hygrophiles à *Juncus sylvaticus* puis les pelouses mésophiles à *Poa trivialis* et *Trifolium repens*. Nous avons retrouvé dans les premières : *Hilara nigrina* et dans les secondes *Hilara chorica* et surtout *Empis nigripes* . C'est également à ce niveau, qu'ont été recueillies les larves de *Pararhamphomia barbata* (TREHEN, 1962) et celles de *Rhamphomia sulcata* (SMITH, 1969).

Au niveau du passage au talus, *Elaphropezza epphipiata* est l'espèce dominante, alors que *Hilara maura* indique ici par sa présence, une limite supérieure à la répartition des larves d'*Empidinae*.

La vicariance écologique mise en évidence chez *Hilara*, confère aux espèces de ce genre, une place particulière parmi les *Empidinae*, dont tous les autres genres semblent localisés de manière beaucoup plus stricte à l'un ou l'autre de ces niveaux.

A la zonation spatiale évoquée ci-dessus, se superpose une succession chronologique des émergences corrélatives des variations saisonnières de la température et des états hydriques du sol. On y remarque à partir du mois de juillet, une concentration progressive des émergences dans les biotopes abrités et humides. Ces résultats montrent l'importance primordiale de la dynamique des conditions climatiques et microclimatiques sur les fréquences de sortie des adultes. Les écarts hebdomadaires de température et la teneur en eau exprimée par l'énergie de rétention sont les facteurs les plus liés à l'émergence des Diptères. Leur influence se traduit au niveau des résultats numériques par des écarts chronologiques dans les éclosions, entre les stations abritées et celles qui sont exposées à l'action de l'ensoleillement. Cette appréciation globale des émergences d'une station traduit aussi une localisation, dans le temps, des éclosions de chaque espèce. La période définie est longue chez quelques-unes : *Tachydromia verralli* et *Hybos femoratus*, alors qu'elle dépasse à peine quelques jours chez *Hilara nigrina* au cours du mois de juillet :

Tachydromia verralli :

	Avril	Mai	Juin	Juil.	Août	Sept.	Totaux
1967	2	18	7				27
1968	0	5	3	2	1	0	11
1969	0	3	5	0	0	0	8
Totaux	2	26	15	2	1		46

Hybos femoratus :

	Avril	Mai	Juin	Juil.	Août	Sept.	Totaux
1968		3	5	5			13
1969		1	8	1			10
Totaux		4	13	6			23

Hilara nigrina :

	Avril	Mai	Juin	Juil.	Août	Sept.	Totaux
1968	0	1	0	41	2	0	44
1969	0	0	1	27	2	0	30
Totaux	0	1	1	68	4	0	74

Il existe enfin une corrélation entre la localisation spatiale et la date d'apparition des adultes. L'exemple le plus frappant concerne les neuf espèces d'*Hilara* pour lesquelles nous avons montré une vicariance écologique. Les espèces les plus précoces : *Hilara monedula* et *Hilara maura* sont localisées dans les niveaux les plus élevés, alors que *Hilara chorica*, *Hilara rejecta* et *Hilara nigrina* le sont dans les niveaux inférieurs subissant de manière moins directe l'appauvrissement en eau des mois de juin et juillet.

Espèces	Mai	Juin	Juil.	Août	
Hilara maura	+				T_2 r1
Hilara monedula	+	+			St. IV
Hilara fuscipes	+	+			St. IV
Hilara gallica		+			St. IV
Hilara interstincta		+			St. IV
Hilara becqueri		+			St. IV
Hilara chorica	+	+	+		T_1r1, St. ID,St.L.II
Hilara rejecta			+		
Hilara nigrina			+	+	T_1r1, St. ID.

Parallèlement, il serait intéressant de connaître, pour apprécier la structure des populations larvaires, les durées relatives des différents stades,

CONCLUSION.

En conclusion, il semble essentiel de souligner l'importance des variations saisonnières des facteurs édaphiques et microclimatiques sur la répartition des larves de Diptères, quelles que soient les familles considérées. Cependant, les mêmes résultats montrent de manière aussi nette, que les facteurs étudiés ne sont pas seuls en cause ; en effet, l'absence de noyau d'affinité entre les différentes stations du Chatenay, ne concorde pas avec une apparente similitude des conditions régnant entre quelques-unes d'entre elles ; inversement, les affinités entre certains rangs de Villeneuve-Mouazé ne se superposent pas de manière évidente avec les différences rendues apparentes par la zonation végétale.

L'une des causes principales entraînant la présence ou l'absence de noyau d'affinité tient sans doute aux possibilités plus grandes d'échanges entre les populations imaginales dans les localités ouvertes comme celles de Villeneuve, alors que le brassage se réduit progressivement quand le couvert angulaire augmente et isole les stations les unes des autres comme c'est le cas au Chatenay.

L'intervention des facteurs externes sur la répartition et la dispersion des imagos ne peut être appréciée que par une étude éthologique précise ; en effet, il est permis de penser que la nature des comportements accompagnant la nutrition et la reproduction de chaque individu d'une population donne prise, de manière sélective, à l'action de phénomènes microclimatiques liés à la topographie de chaque station et justifie une étude éthologique.

CHAPITRE V
ANALYSE ÉCO-ÉTHOLOGIQUE DES COMPORTEMENTS SEXUELS DES *EMPIDINAE.*

Les Diptères étudiés diffèrent de la plupart des autres microarthropodes du sol par l'existence d'une phase imaginale aérienne très importante, qui a été jusqu'à ces dernières années, le seul support de la diagnose et le seul objet de recherches systématiques pour tous ces Insectes.

Chaque espèce constitue pendant sa phase édaphique une population qui se renouvelle entièrement chaque année ou plusieurs fois par an pour les espèces plurivoltines. Ce renouvellement n'est possible que par un ajustement biologique précis entre les phases comportementales aboutissant à la ponte,et les conditions variables du milieu édaphique au moment où elles permettent le développement des stades préimaginaux.

Pendant la période de vie des adultes, se déroulent un grand nombre d'événements qui aboutissent à une dispersion et à un brassage plus ou moins complet des populations. L'importance de ces faits biologiques est soulignée par les études de génétique des populations ; on sait, par exemple, que les populations locales de certaines espèces de *Drosophilidae* acquièrent en quelques générations des caractéristiques biométriques et morphologiques qui leurs sont propres. Il existe toutefois très fréquemment pour les individus d'une population donnée, une tendance à retrouver des biotopes bien précis, dans lesquels apparaîtront à un moment donné des conditions favorables au développement des larves. FREEMANN (1969) suppose l'existence,chez les *Limoniidae* , d'une reconnaissance visuelle et chimiotactile des biotopes d'émergence ; cette particularité assurant une très grande localisation spatiale des espèces.

D'autres phénomènes se produisent à plus grande échelle : concentrations, émigrations dont l'origine éthologique est impossible à donner sans une étude comparée des comportements. L'intérêt écologique de ces grands déplacements est manifesté au niveau de la distribution des espèces à l'échelle d'un continent, et pourtant, si les comportements migratoires sont assez bien analysés chez les Lépidoptères et les Acridiens, où ils s'accompagnent même de modifications morphologiques et comportementales individuelles, leur étude ne fait que débuter chez les Diptères, et en particulier, *Xanthandrus comtus* (Parr.) *(Syrphidae)* dont les adultes parcourent des distances de plusieurs centaines de kilomètres et franchissent les cols alpins et pyrénéens (LYON, 1967-1968).

Beaucoup plus fréquents sont les déplacements désordonnés, liés essentiellement à des modifications climatiques locales et, en particulier, aux variations de l'ionisation atmosphérique. Ils sont sensibles chez la plupart des Insectes capables de voler, mais ont été étudiés plus précisément chez les *Corixidae* (POPHAM, 1964). Les premiers travaux expérimentaux sur ces sujet ont mis en évidence un accroissement de la quantité d'activité de vol chez la mouche *Calliphora vicina* R.D., sous l'influence d'une augmentation de la densité des ions positifs de l'air (EDWARDS,1960, *in* LEFEUVRE,1966).

Ce qui a été constaté chez beaucoup d'Insectes, se produit également chez les *Empididae ;* cependant, il est nécessaire de dissocier la part des déplacements à grande échelle de ceux qui sont liés directement à la biologie et au comportement de chaque espèce. La diversité et la richesse des observations consacrées aux *Empidinae* montrent à quel point la phase imaginale peut être importante dans le cycle biologique, mais aussi et conséquemment sur les populations larvaires.

I - CARACTERISTIQUES ETHOLOGIQUES GENERALES DES *EMPIDIDAE*.

Comme il existe une diversité morphologique exprimée par les dispositifs adaptatifs aussi bien chez les larves que chez les imagos (stigmates et systéme trachéen, pattes raviseuses, appareil buccal ...), il existe entre les diverses sous-familles une diversité éthologique présentant à certains égards une grande valeur écologique et phylogénétique.

KOVALEV (1966) a distingué parmi les *Tachydromiinae* de la réserve d'état d'OKS, deux groupes écologiques distincts par la strate de végétation qu'ils fréquentent.

Le premier comprend des espèces localisées sur les troncs d'arbres, les plus abondantes étant : *Tachypeza fuscipennis, Tachypeza nubila* et

Tachista umbrarum. Le deuxième groupe comprend des espèces réparties sur les plantes herbacées, les buissons et les ramifications terminales des arbres : *Platypalpus sp., Drapetis sp., Stilpon sp., Elaphropezza sp.*. A cette classification écologique, se superpose une distinction anatomique et éthologique, toutes les espèces du premier groupe étant généralement plus spécialisées et adaptées à un seul type de prédation à la surface des écorces sur les troncs d'arbres. Leur capacité de vol est presque nulle, et l'ensemble de leurs comportements trophiques et de reproduction se déroule dans un espace de quelques mètres carrés seulement. Par contre, les espèces du deuxième groupe sont moins spécialisées anatomiquement et possèdent une plus grande capacité de vol, indiquant des échanges plus importants entre différentes populations . Les résultats obtenus dans nos stations du Chatenay et de Mouazé montrent une répartition des émergences en accord avec la définition des groupes écologiques de KOVALEV. En effet, *Tachypeza nubila* et *Tachypeza verralli* (groupe I) caractéristiques de la station IV du Chatenay sont proches du taillis et des troncs de *Quercus pedonculata, Pirus communis*. D'autre part, *Elaphropezza epphipiata* classé dans le deuxième groupe,inféodé aux plantes herbacées,est caractéristique du transect II de Villeneuve Mouazé.

La plupart des *Hemerodromiinae* sont étroitement associés au milieu aquatique. Les *Wiedemannia*, les mieux connus, sont localisés dans un "habitat restreint " où s'effectuent toutes les phases essentielles de la vie imaginale pour la continuation de l'espèce (VAILLANT,1967). Les Insectes se déplacent à la surface des rochers suintants et y capturent les larves d'autres Insectes ou les adultes d'autres espèces venant d'éclore. Les comportements d'accouplement puis la ponte se produiront sur les mêmes biotopes ou sous les pierres du même ruisseau. Dans cette sous-famille, les *Clinocera bistigmata* par exemple, se rassemblent en groupes des deux sexes sur la dépouille d'un Insecte mort où s'effectueront les accouplements (LAURENCE, 1953). Cette spécialisation des imagos se poursuit chez les larves aquatiques bien adaptées à la vie sur les rochers suintants ou même à la vie rhéophile dans les ruisseaux. Il en résulte une localisation stricte des populations et leur valeur certaine comme indicateurs de zones écologiques (VAILLANT,1967). Les deux familles ci-dessus constituent bien des exemples où les larves et les imagos,bien que ne vivant pas dans le même milieu, dépendent de conditions écologiques liées les unes aux autres et réunies dans un espace restreint.

-- *Tachydromia verralli* : l'adulte chasse et s'accouple sur l'écorce de *Quercus pedonculata* (KOVALEV,1966), la larve vit dans la litière produite sous cet arbre (St. IV, du Chatenay).

-- *Elaphropezza epphipiata :* 1'adulte chasse et s'accouple sur les Graminées (KOVALEV), la larve est localisée dans la litière de la pelouse mésophile (T. II).
-- *Dolichocephala irrorata (Hemerodromiinae) :* 1'adulte chasse et s'accouple sur les rochers suintants et les débris organiques mouillés (VAILLANT,1967), la larve vit dans les graviers sur le cours des eaux de ruissellement (St.III du Chatenay).

Chez les *Empidinae,* les imagos présentent des comportements alimentaires et sexuels occasionnant des déplacements sur des distances de plusieurs centaines de mètres. Chez toutes les espèces de cette sous-famille, dont les unes sont prédatrices et les autres floricoles, il existe une interaction entre leurs comportements sexuels et alimentaires, dont l'expression est la transmission d'une proie ou d'un objet quelconque du mâle à la femelle pendant la pariade . L'interprétation des séquences comportementales étant très souvent incomplète, il est nécessaire de reprendre de manière plus objective, tous les éléments de ces comportements chez quelques espèces dans un double but : compléter par une étude éco-éthologique comparée la filiation de cette famille et déterminer l'influence des séquences décrites sur la répartition des larves.

II - DESCRIPTION ET ANALYSE ETHOLOGIQUE DES COMPORTEMENTS DE REPRODUCTION DE QUELQUES *EMPIDINAE.*

A - ECO-ETHOLOGIE DES SEQUENCES DE COMPORTEMENT DANS LE GENRE *HILARA.*

L'observation directe a permis d'établir les phases de la pariade et leur succession au cours de la journée. Plusieurs types d'appareils enregistreurs et à lecture, ont été employés dans la définition des conditions microclimatiques : le thermohygrographe, le psychomètre et le luxmètre. La superposition des enregistrements de température et d'hygrométrie dans différents biotopes nous a été précieuse, les mesures immédiates au psychomètre fournissant un étalonnage de ces derniers. L'appréciation de la luminosité fournie par le luxmètre n'est malheureusement valable que dans le spectre visible.

Une seule technique de capture a été utilisée : celle au filet fin, genre filet à papillons. Cet outil a été préféré pour deux raisons à d'autres méthodes plus modernes, en particulier, les pièges lumineux ; ces derniers ne permettent pas la capture des Insectes diurnes de manière très efficace, et l'échantillonnage des prises n'est pas forcément homogène, car des Insectes,

dans un état biologique différent, ne présentent pas le même phototropisme . Quant aux pièges à succion, ils ne permettent pas de connaître la position exacte des Insectes capturés. C'est pourquoi, nous avons choisi d'opérer de la manière suivante : le rassemblement est d'abord localisé, la nature des comportements notée ; c'est alors que nous balayons horizontalement l'aire de vol à l'aide du filet fauchoir. Quatre allers et retours suffisent, car l'essaim se disperse très rapidement. Les *Empidinae* localisés dans ces stations sont tous relativement petits, et la vitesse de vol varie peu d'un individu à l'autre, aussi les chances de capturer une espèce ou une autre au niveau de notre prélévement ont toutes les chances d'être proportionnelles au nombre d'individus de chaque espèce dans l'essaim.

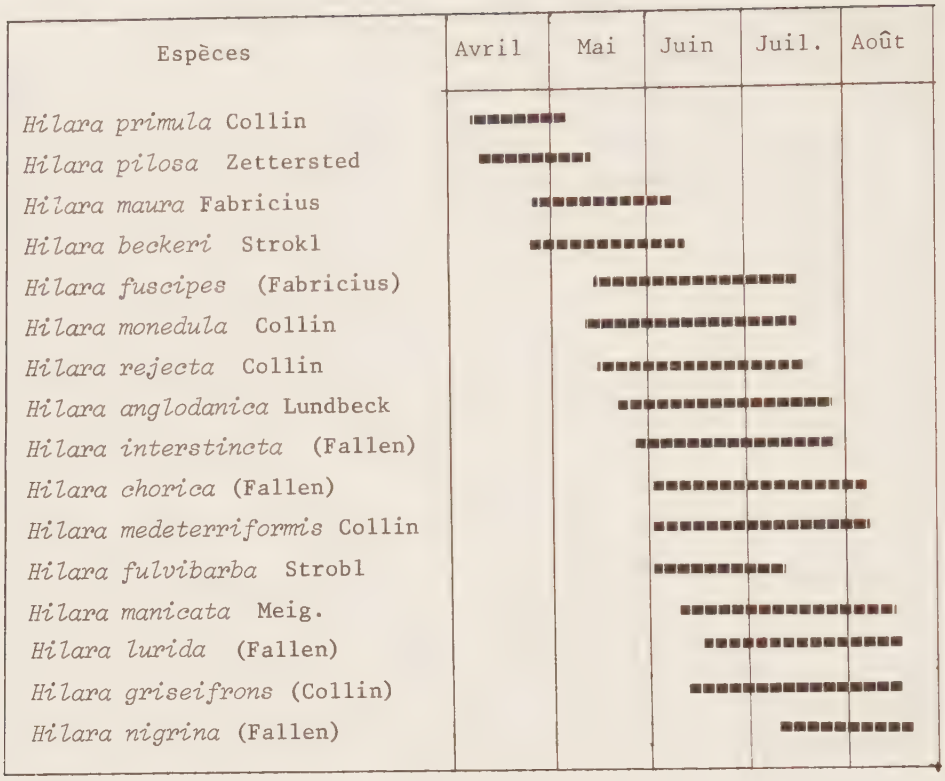
1 - Liste des espèces et stations d'observation.

Ainsi que nous l'avons déjà signalé, *Hilara primula* et *Hilara pilosa* sont les espèces les plus précoces ; leurs mâles effectuent leurs premiers vols au-dessus des ruisseaux dès le mois d'avril, alors que les femelles apparaissent quelques jours plus tard (TREHEN, 1966). Au cours de ce même mois, d'autres espèces viennent s'y adjoindre ; les plus abondantes sont *Hilara maura* et *Hilara beckeri* ; mais avec le mois de mai, on observe le plus grand nombre d'entre elles, dont *Hilara fuscipes*, *Hilara rejecta*, *Hilara monedula* et *Hilara anglodanica*.

En juin, ces dernières espèces sont au maximum de leur activité et certaines autres : *Hilara chorica*, *Hilara fulvibarba*, *Hilara medeterriformis* et *Hilara manicata*, jusqu'alors très rares, deviennent aussi très abondantes.

La fin du mois de juillet coïncide avec la disparition presque complète des *Hilara*, seules *Hilara chorica*, *Hilara medeterriformis*, *Hilara manicata*, *Hilara lurida* et *Hilara griseifrons*, sont encore bien représentées au mois d'août. L'une des plus tardives est *Hilara nigrina* qu'il n'est pas rare de capturer après le 15 août (tabl. 19).

Les différentes stations d'observation sont celles déjà décrites à propos des recherches écologiques sur les formes larvaires, toutefois les lieux suivants ont été suivis de manière plus précise.



Tabl. 19 : Liste des espèces et périodes d'observations.

-- *L'étang de la Musse :* Zone du déversoir de l'étang dans la rivière Le Canut . Cette station située au nord-est de l'étang est très riche en espèces, car les vents dominants de sud-ouest y entraînent les *Hilara* et les y accumulent.

-- *Sur la Chèze, près de Maxent :* nous avons localisé une petite station très abritée et limitée par de grands arbres et l'arche d'un pont . La rivière est large de 3 mètres et coule ouest-est.

-- *Sur le cours du Canut, près de Lassy* (fig. 65) : nous avons reconnu un complexe particulièrement riche dans lequel un certain nombre des sous-stations ont dû être distinguées " E_1, E_2, E_3, E_4, E_5, E_6 " ; nous verrons que chacune d'elles correspond à la localisation d'un essaim de nos sujets . Cette station a été exploitée pour la recherche des larves (TREHEN, 1966).

-- *Etang du Chatenay* (fig. 66) : Les espèces d'*Hilara* y sont associées en un ensemble sur la digue de l'étang (st.IV), dont la distribution en trois groupements principaux nommés " EP_0, EP_1, EP_2", nous a donné une grande partie de nos résultats.

-- *Chasné :* cette station enjambe la rivière l'Illet, la population est très riche en *Hilara*, en particulier *Hilara maura*.

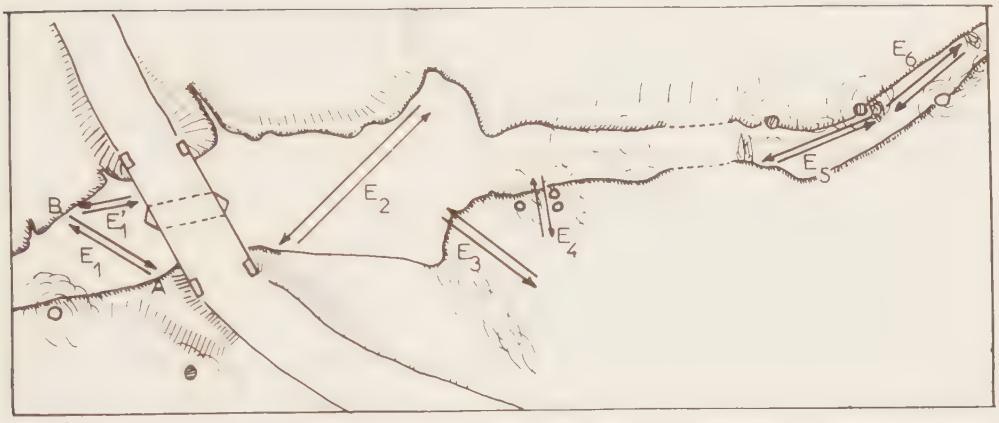


Fig. 65 - Localité de Lassy (L.I) .- E_1 à E_6 : localisation et orientation des essaims de femelles dans les différents biotopes . E'_1 : essaim orienté obtenu en séparant l'essaim E_1 à l'aide d'un écran.

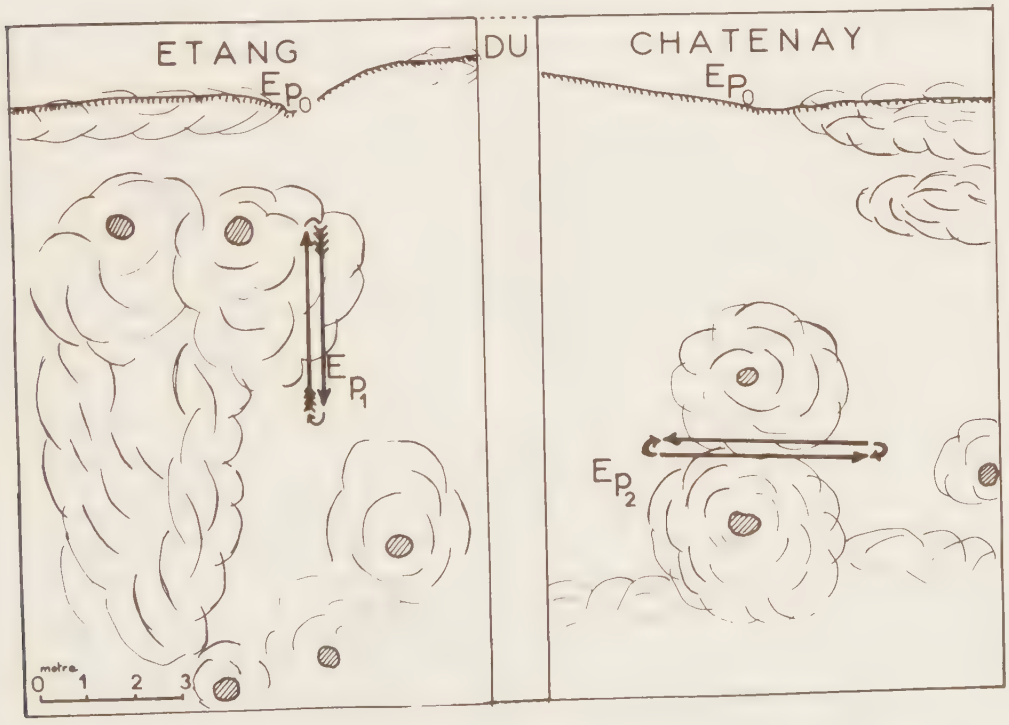


Fig. 66 - Localité du Chatenay (st. IV) .- E_{p0} : essaim aquatique ; E_{p1} et E_{p2} : essaims terrestres orientés.

2 - Comportement sexuel-type chez *Hilara fuscipes*.

Les premières observations se rapportent à des populations rassemblées au-dessus d'une étendue d'eau (OSTEN SACKEN,1877). L'auteur remarqua la présence parmi les individus recueillis au filet, de petits objets blancs et soyeux, dans lesquels il crut reconnaître leurs proies . Ultérieurement , TURLEY (1889) ajoute que ces structures soyeuses sont produites par l'Insecte, mais ne put préciser les organes responsables de leur élaboration. HAMM (1909-1927) crut observer que ces objets sont offerts par le mâle à la femelle, et à la même époque ELTHRINGHAM (1928) mit en évidence dans le premier article des tarses antérieurs des mâles d'*Hilara maura*, des glandes séricigènes monocellulaires aboutissant à l'extrémité de chètes modifiées et dont il considéra la sécrétion comme à l'origine du réseau de fils très fins autour de la proie.

Un comportement semblable a été signalé chez plusieurs espèces de la même sous-famille par de nombreux auteurs (TUOMIKOSKI, 1939 ; SMITH , 1948 ; KESSEL E.L. et KESSEL B.,1955 ; LINDNER, 1957 ; KESSEL, 1959 ; CRANE 1961 ; POWELL, 1964 etc...) . L'ensemble de ces séquences est souvent désigné sous le vocable d'offrande nuptiale et les proies apportées par le mâle peuvent être consommées ou non par la femelle. Quelques auteurs ont signalé à plusieurs reprises l'importance des échanges trophiques pendant les séquences de la pariade chez d'autres Insectes, tels les *Asilidae*, Diptères Cyclorrhaphes (SEGUY, 1951) ; le Mécoptère *Panorpa communis* L. (MERCIER, 1951) et l'Hétéroptère Lygéide *Stilbocoris natalensis* Dist. (CARAYON,1965). Ces moeurs sont néanmoins exceptionnelles et la sous-famille des *Empidinae* demeure la seule où elles sont retrouvées chez chaque espèce étudiée avec toutefois des variations intergénétiques et interspécifiques considérées par certains comme des indications phylogénétiques.

Trois auteurs ont cherché à classer les diverses variantes ainsi observées, mais ils se sont basés sur des critères différents et ont, par suite, abouti à des résultats non identiques . POULTON (1913) a distingué trois cas ; dans le premier, la proie est indispensable à la réalisation de la pariade, le deuxième est celui où elle peut être remplacée par un leurre, dans le dernier cas, elle est facultative. TUOMIKOSKI (1939) a basé son classement sur l'adaptation alimentaire, il sépare les prédateurs, les floricoles et les espèces mixtes. KESSEL E.L. (1955) a distingué sept degrés dans la manière dont se déroule le processus même de l'offrande ; il considère comme plus archaïque le cas où la proie est dévorée par le couple et comme plus élaboré celui où l'objet se présente sous la forme d'un

ballonnet constitué de bulles agglomérées dues à une sécrétion glandulaire; dans ce dernier cas, le comportement de capture disparaît.

En réalité, les modalités de la pariade ne justifient pas les différents essais de classifications énumérées. Leur valeur phylogénétique ne peut être révélée que postérieurement à une étude complète de l'ensemble des séquences de ces comportements.

Après plusieurs saisons consécutives d'observations sur le terrain, nous avons pu isoler plusieurs phases comportementales caractéristiques chez le mâle et la femelle.

-- *Les mâles : vol de chasse.*

Les mâles sont actifs tôt le matin ; dès 8 heures, ils peuvent être observés au ras de la surface des étangs et des ruisseaux. Leurs déplacements très rapides changent fréquemment de direction, ils heurtent de leurs pattes tous les objets flottants dont la taille est voisine de deux ou trois millimètres. S'il s'agit de petits Insectes, ils tentent de les capturer aussitôt, mais ils peuvent aussi s'emparer de particules inertes retenues à la surface de l'eau, qu'ils arrachent ensuite grâce à un mouvement tourbillonnant très rapide (fig. 67 a et b). L'objet est alors enrobé dans un réseau de fils de soie dus à la sécrétion de glandes monocellulaires tarsiennes. Au bout de très peu de temps, les mâles sont très reconnaissables à quelques dizaines de centimètres au-dessus du ruisseau tenant entre leurs pattes un petit cocon blanc. Ils parcourent d'une extrémité à l'autre toute la longueur de la station. Ces comportements de chasse sont communs à tous les *Hilara*, mais il peut exister quelques différences spécifiques liées,en particulier,au plus ou moins grand développement des glandes séricigènes suivant les espèces, les deux espèces possédant les tarses les mieux développés étant : *Hilara maura* et *Hilara pilosa*.

Nous avons nous-même observé, au cours des mois de mai et juin, dans la nature, les diverses phases de la parade nuptiale d'*Hilara maura* et *d'Hilara pilosa*, dont les modalités ont déjà été décrites (HAMM, 1927). Tout le jour, les mâles effleurent la surface des eaux douces, en visitant les petits corps flottants, dont ils saisissent l'un ou l'autre à la suite d'un vif mouvement rotatoire. Les accouplements peuvent alors être très fréquents à quelques mètres au-dessus de l'eau (étangs ou mares). Nous avons ainsi recueilli de nombreux ballonnets. La plupart d'entre eux renferment un minuscule Insecte

(larve d'Homoptère ou Diptère Chironomide). Mais certains "ballonnets" de plus grande taille, blanc brillant (photo 2) ont un aspect "Comet shaped" correspondant exactement aux descriptions faites par HAMM (1927). Cet auteur suppose qu'*Hilara maura* et *Hilara pilosa* les façonnent lorsque la proie saisie est de trop petite taille : " *when the object is very minute it is enclosed loosely in a relatively large silken structure...*". Or, l'étude minutieuse de ces ballonnets nous a révélé que l'objet enveloppé n'est jamais une proie (Insecte) mais qu'il est de nature végétale ; c'est en réalité la graine pileuse de Saule présentant à sa surface un fin réseau soyeux dessinant une dentelle en tous points analogues à celle qui enveloppe les cocons ordinaires.

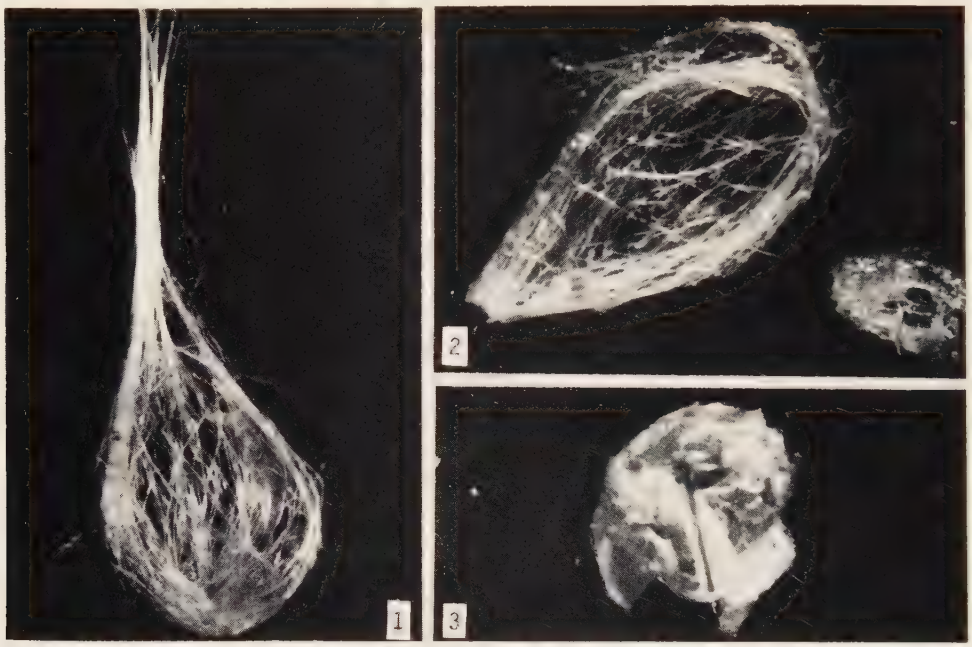


Photo 2

"Ballonnets"de *Hilara maura* tissés autour de différents objets. 1,2 : graines de *Salix* sp.. 3 : Chironomide.

Les *Hilara* ne confectionnent pas de ballonnet mais enrobent leurs proies dans un réseau de soie, la structure obtenue ne justifie donc en aucune aucune façon la comparaison avec les ballonnets spumeux de *Empis bullifera* (KESSEL,1951) et n'a son homologue chez aucun autre *Empidinae*.

La phase suivante du comportement est liée à la présence d'une femelle :

-- *Les femelles : formation des essaims.*

Leurs essaims sont mieux définis dans l'espace et dans le temps que les vols de chasse des mâles. Ils se constituent beaucoup plus tardivement , vers 10 heures le matin, et semblent nécessiter un concours de conditions de

température, d'hygrométrie et de luminosité bien précise si l'on en juge par la soudaineté avec laquelle ils apparaissent et disparaissent au cours d'une journée. Très souvent, il existe une orientation dans leurs déplacements , dans ce cas, l'emplacement de ces essaims orientés est déterminé de manière très précise par un certain nombre de facteurs topographiques et microclimatiques à tel point qu'il est possible de faire la carte des ces essaims dans chaque localité (fig. 65).

-- *Phases-types de la parade nuptiale.*

Le comportement de chasse des mâles aboutit à la capture d'une proie ou d'un objet qui sera nécessaire au rapprochement des deux sexes. Les essaims orientés de femelles, eux, ne sont pas liés directement au comportement sexuel ; en effet, c'est la seule présence d'une femelle même isolée qui suffit à déclencher la suite de la pariade. C'est pourquoi, sans y inclure les comportements des femelles, nous distinguons quatre phases principales dans la parade nuptiale de *Hilara fuscipes* (fig. 67).

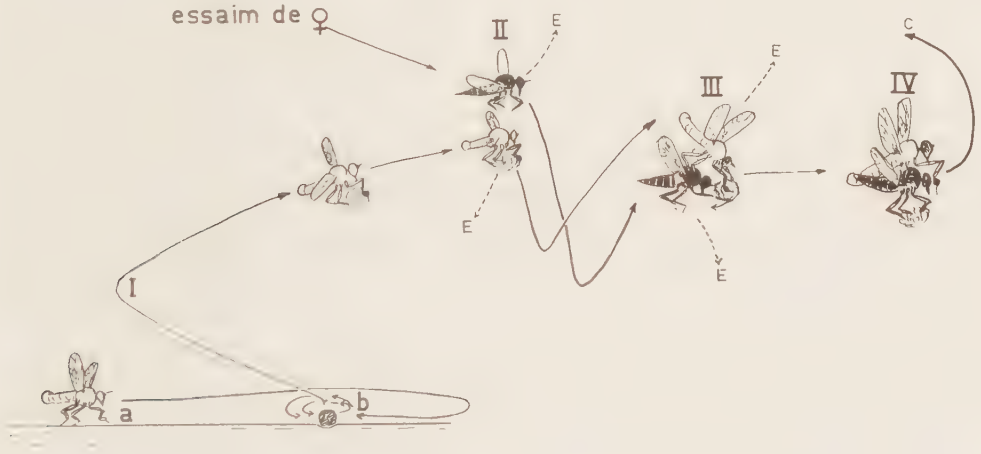


Fig. 67 - Phases principales du comportement sexuel de *Hilara fuscipes*.
I : Confection du ballonnet ; II : Vol d'approche ; III : Affairement ; IV : Transmission et accouplement .- E : Possibilités d'évitement en cas d'échec.

1 - Vol de chasse du mâle, déjà décrit.

2 - Approche (fig. 67,I). Un vol très lent, commun à tous les *Hilara*, amène le mâle au niveau des femelles ; dès ce moment, l'une d'elles vient se placer à quelques centimètres au-dessus de lui. Elle peut provoquer soit un mouvement d'évitement, soit le déclenchement de la troisième phase.

3 - Appariement. Il se produit un décrochement brutal dans la direction de

vol de la femelle au cours duquel elle vient se placer sous le mâle (fig.67, II, III). A la fin de cette phase, le mâle se trouve en position très antérieure sur le dos de la femelle (1), la maintenant par les pattes moyennes et postérieures pendant qu'il tient encore le ballonnet par ses pattes antérieures placées en avant de sa tête (fig. 67,III).

4 - Transmissions. Le vol se poursuit ainsi pendant un moment, cette période peut aboutir soit à la séparation, soit à l'accouplement, c'est alors que la femelle s'empare du ballonnet par un mouvement antéro-postérieur de la première paire de pattes (fig. 67, IV).

Dans certaines conditions optimales, les accouplements deviennent extrémement fréquents ; cependant, une proportion, plus ou moins grande, des tentatives aboutit à la séparation prématurée des deux Insectes en présence. A ce propos, les trois premières phases précédemment décrites jouent un rôle important, car c'est au niveau de chacune que semblent exister les facteurs de la réussite ou de l'échec du comportement. Comme dans beaucoup de comportements caténaires, chacune de ces phases jouerait le rôle de filtre, limitant les possibilités d'accouplement entre espèces différentes.

Des séquences de comportement tout à fait semblables ont été observées chez un grand nombre d'espèces voisines dont *Hilara maura*, *Hilara monedula*, *Hilara interstincta*, sans y déceler des variantes interspécifiques ; les seules différences portent sur les lieux d'observation, l'heure, et sur les conditions climatiques dans lesquelles elles se déroulent. C'est pourquoi, une étude globale de la composition spécifique des essaims nous a paru être un moyen de mieux comprendre la manière dont les multiples espèces du genre *Hilara* se répartissent entre différents types de biotopes.

L'observation directe ne permet pas de déceler des différences nettes entre les comportements sexuels décrits chez *Hilara fuscipes* et observés chez beaucoup d'autres espèces du même genre. C'est pourquoi, nous avons

---

(1) Dans une description ayant trait à cette phase du comportement, HAMM (1927) précise que le mâle d'*Hilara maura* vole sur le dos sous la femelle et semble lui présenter le ballonnet dont elle s'empare aussitôt,l'auteur avoue n'avoir pas suivi les détails de la suite de l'accouplement.

De multiples observations ne nous ont jamais permis de retrouver cette forme de passage de "l'offrande", en outre incompatible avec la poursuite du vol ? Nous avons, par contre, toujours observé le mâle accrochant le mésonotum de la femelle par ses pattes postérieures et maintenant le cocon en avant de sa tête (fig. 67). Au moment de l'accouplement, la femelle s'empare de la proie en levant simplement ses pattes antérieures ; pendant tout ce temps, les ailes restent libres. Nos observations nous amènent à modifier l'interprétation généralement acceptée du phénomène ; en effet, si le mâle tient la proie jusqu'au moment de la pariade, c'est la femelle qui s'en empare ensuite.

entrepris de chercher à savoir dans quelle mesure certains facteurs d'ordre microclimatique ou topographique peuvent agir distinctement sur quelques-unes d'entre elles.

3 - Mise en évidence de la répartition spatiale et temporelle des imagos lors des comportements sexuels.

Il résulte des descriptions des séquences du comportement sexuel, une localisation assez stricte des stations dans lesquelles les observations sont possibles. Ces stations coïncident assez fidèlement avec la carte des essaims orientés de femelles telle qu'elle a été réalisée à Lassy ou au Chatenay, mais elles existent également sur les rives d'étangs , à la Musse ou au Chatenay.

Le grand nombre d'espèces d'*Hilara* (TREHEN, 1966) volant à la même époque (tabl.19) comparé au faible nombre d'accouplements interspécifiques nous amène à supposer l'existence d'une régulation de la composition des essaims . D'autre part, la fixité des stations d'observation permet d'entrevoir une grande importance des facteurs externes sur la localisation de ces Insectes.

a- *Recherche d'affinités spécifiques :*

Pendant la période du mois d'avril au mois de juillet des années 1965 et 1966, nous avons effectué cinquante cinq prélèvements dans des essaims différents. La moyenne des captures par essaim a été voisine de 30 Insectes, ce qui porte le nombre des prises à 1650 environ. La détermination des mâles a été faite d'après COLLIN (1961). Pour les femelles, beaucoup plus difficiles à reconnaître, nous avons recherché d'autres critères systématiques basés sur la morphologie de l'appareil génital : réceptacle séminal, pompe spermatique et plaque sous-génitale (TREHEN, 1970). Nous avons dénombré les individus mâles et femelles de chaque espèce présente dans nos échantillons. Ce travail terminé, la mise en évidence de la coexistence de ces espèces deux à deux a été possible, en utilisant pour chaque couple le coefficient d'affinité A ,(1) selon la définition de Jaccard (*in* DAJOZ, 1966) :

$$A = \frac{Nab}{Na + Nb - Nab} \times 100$$

dans lequel Na est le nombre de relevés ou l'espèce a est présente ,

(1) Nous ne citons dans nos données numériques que les 15 espèces les plus abondantes sur un peu plus de trente déterminées jusqu'alors dans notre région,

Nb est le nombre de relevés ou l'espèce b est présente et Nab le nombre de relevés ou les deux espèces cohabitent .

Lorsque les calculs sont terminés, les espèces sont groupées dans un tableau à double entrée selon la méthode d'analyse différentielle de CZEKANOWSKI.

D'une manière générale, la plupart des essaims comprennent une majorité de mâles ou de femelles appartenant à une ou deux espèces définies, les autres espèces y étant en nombre nettement plus faible (tabl. 20).

Espèces	22/6/65 La Musse		24/6/65 Maxent		6/7/66 Lassy L_2		15/6/66 Etang du Chatenay		15/6/66 Tertre du Chatenay	
Hilara fuscipes	3	0	1	1	1	2	18	18		
Hilara monedula	0	16	0	1						
Hilara anglodanica			1	5						
Hilara manicata					47	27				
Hilara chorica					2	3	25	23		
Hilara griseifrons					13				9	16
Hilara medeterriformis									2	25
	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀

Tabl. 20 : Quelques exemples des captures effectuées dans des essaims d'*Hilara*. Dans chaque essaim, l'une des espèces présentes est souvent beaucoup plus abondante que les autres.

Les groupements d'espèces obtenus dans le tableau à double entrée sont très différents chez les mâles et les femelles (fig. 68).

Chez les mâles, on remarque une première association entre *Megacyttarus crassirostris*, *Hilara maura* et *Hilara interstincta* ; une seconde association entre *Hilara maura*, *Hilara beckeri* et *Hilara monedula* ; enfin une troisième comprend principalement *Hilara fuscipes*, *Hilara chorica*, *Hilara fulvibarba*, *Hilara griseifrons* et *Hilara manicata*. Mais, parmi les autres, un grand nombre présente une corrélation avec ce noyau, et il semble que leur présence, plus rare dans cette association, soit due à leur densité plus faible dans la nature. En réalité, les mâles de toutes les espèces sont rencontrés dans les mêmes biotopes où ils forment des "essaims" multispécifiques et leur présence dans nos captures dépendant de leur date d'apparition. Si on se rapporte au tableau 19, nous voyons que *Megacyttarus crassirostris*, *Hilara primula*, *Hilara pilosa* sont les plus précoces, alors que le mois de juin

correspond aux périodes d'apparition de toutes les espèces de la troisième synusie. De même, *Hilara nigrina* n'est associé qu'aux espèces les plus tardives.

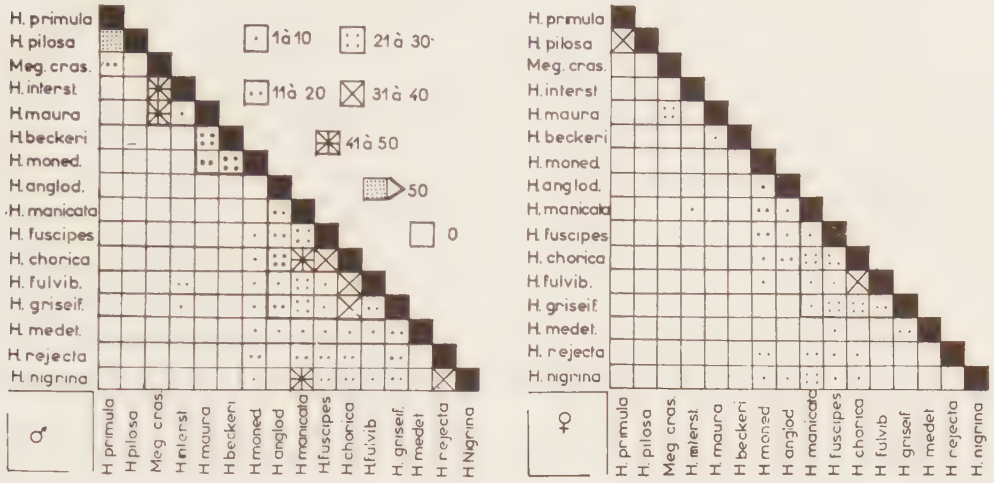


Fig. 68 - Mise en évidence de la coexistence dans les essaims, des mâles et des femelles de certaines espèces par la méthode du coefficient de Jaccard : A.

Ches les femelles, il faut noter la faible valeur des coefficients d'affinité, ce résultat confirme nos observations de la localisation stricte de leurs essaims. Nous ne distinguons plus qu'une seule synusie peu marquée entre *Hilara manicata, Hilara chorica, Hilara fulvibarba* et *Hilara fuscipes*.

La divergence entre les résultats obtenus dans les deux tableaux précédents montre bien que les femelles d'*Hilara* ne réagissent pas aux mêmes exigences écologiques que les mâles.

b - *Distinction écologique entre les essaims.*

Le coefficient de Jaccard montre que les espèces les plus abondantes peuvent former des essaims, soit au-dessus d'une nappe d'eau, soit au-dessus du sol. Il est logique de distinguer ces deux types de biotopes,soit A le premier type : essaim formé au-dessus de l'eau ; soit T le second type : essaim situé au-dessus du sol.

Un grand nombre de prélèvements ont été faits dans chacun des deux types d'essaims. Il a été procédé, pour 6 espèces, au calcul du pourcentage du nombre d'individus mâles ou femelles de chacune, par rapport au nombre total d'individus de toutes les espèces du prélèvement (tabl. 21).

Hilara manicata

	A	T	A/T
♂	17,7	3	5,9
♀	22,4	1,7	13
♂/♀	1,3	0,6	

Hilara fuscipes

	A	T	A/T
♂	12,4	7,8	1,6
♀	11,3	10,8	1,0
♂/♀	0,9	1,4	

Hilara chorica

	A	T	A/T
♂	9	1,3	6,9
♀	10,6	1,7	6,2
♂/♀	1,8	1,3	

Hilara fulvitarba

	A	T	A/T
♂	7,2	0	
♀	37,6	0	
♂/♀	5,2	0	

Hilara griseifrons

	A	T	A/T
♂	2,9	9,4	0,3
♀	0,1	12,4	0
♂/♀	0	1,3	

Hilara medeterriformis

	A	T	A/T
♂	2	3	0,7
♀	0	61,2	0
♂/♀	0	20,4	

Tabl. 21 : Résultats globaux du pourcentage de mâles et de femelles de 6 espèces en essaims, dans les deux types de biotopes A et T.
Biotope A = essaim formé au-dessus de l'eau,
Biotope T = essaim formé au-dessus du sol.
A/T = rapport des résultats obtenus dans chaque biotope.

Résultats : *Mâles :* La présence des mâles de toutes les espèces en biotope supra-aquatique est due à leur comportement de chasse qui s'effectue dans tous les cas selon le processus décrit à propos de *Hilara fuscipes* . D'autre part, les mâles ne forment pas d'essaims en dehors de ceux d'accouplements déterminés précisèment par rapport aux essaims orientés de femelles. C'est pourquoi, chez aucune des 6 espèces étudiées, ce rapport n'est égal à 0. Par contre, *Hilara fulvibarba* n'a jamais été rencontré en biotope terrestre, dans ce cas, le rapport tend vers l'infini.

Femelles : Deux espèces sont étroitement liées à l'un des deux biotopes distingués précédemment ; il s'agit de *Hilara fulvibarba*, pour le biotope A et *Hilara medeterriformis* pour le biotope T. Les autres espèces sont généralement très nettement liées à l'un de ces types d'essaims mais n'en sont pas exclusives : *Hilara fuscipes*, *Hilara chorica*, *Hilara griseifrons*.

c - *Activité journalière de quelques espèces.*

L'examen des résultats numériques de captures effectuées périodiquement dans un même essaim, permet de mettre en évidence une variation continue de sa composition numérique. POWELL (1964) constate aussi des fluctuations semblables dans les populations et les activités de *Rhamphomia curvipes*, sans pouvoir en donner une interprétation satisfaisante. Il est, en effet, délicat de tirer des conclusions faisant la part du rythme interne de chaque espèce et de l'influence possible des facteurs externes. La figure 69 et le tableau 24 donnent les résultats de prélèvements répartis en quatre séries : 9h , 10h , 14 h , 18h dans un même essaim à Paimpont et à Lassy (St. IV ; st. L I). Le choix de ces deux stations est dû à l'existence dans

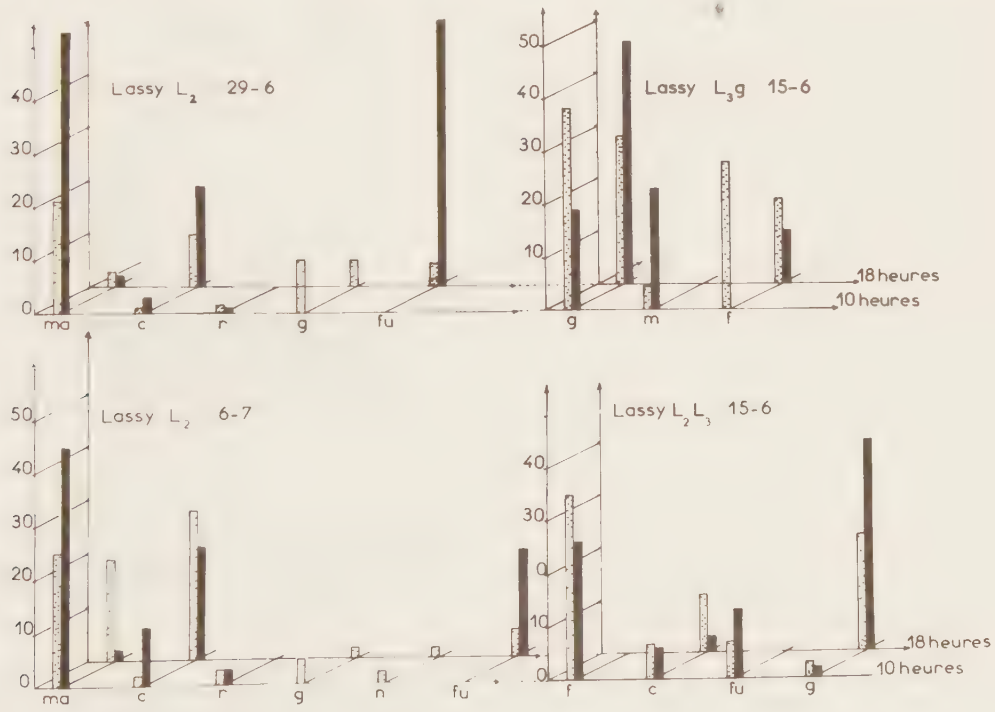


Fig. 69 – Variations dans la composition des essaims au cours de la journée. Les résultats de deux prélèvements sont représentés . Les premiers ont été faits à 10 heures, les seconds à 18 heures.
c : *H. chorica* ; f : *H. fuscipes* ; fu: *H. fulvibarba* ; g : *H. griseifrons* ; me : *H. medeterriformis* ; ma : *H. manicata* ; n : *H. nigrina* ; r : *H. rejecta*.

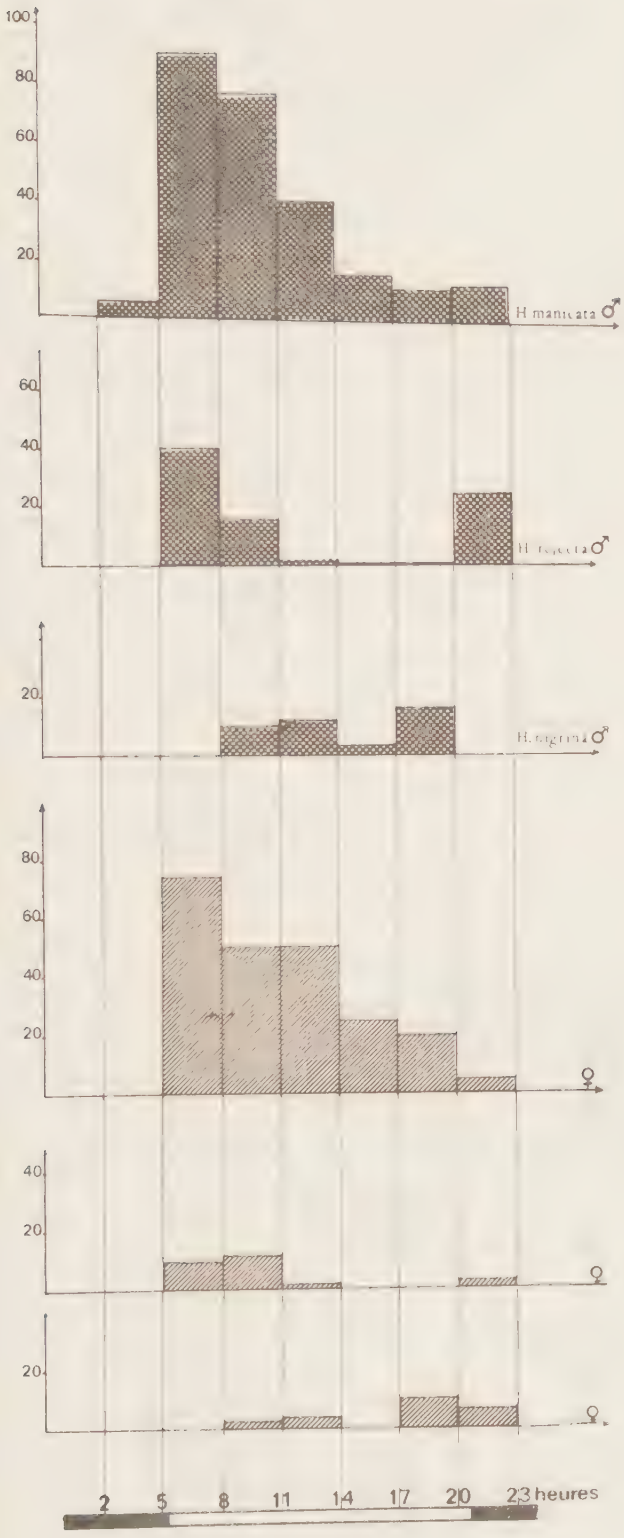
chacune d'elles, d'un essaim terrestre (Lassy E_4 ; Le Chatenay E_{p1}) et d'un essaim aquatique (Lassy E_2 ; Le Chatenay E_{p0}).

Le 29 juin en E_2, un prélèvement à 10 heures, donne une majorité de *Hilara manicata* dont les femelles très abondantes forment un essaim orienté, au sein duquel se produisent de nombreux accouplements. A 18 heures, en de même lieu, cette espèce a disparu au profit de *Hilara fulvibarba* qui est à son tour en pleine période d'accouplement. Le 6 juillet, le même phénomène se reproduit.

Ces résultats globaux constatés par l'étude directe des populations sont vérifiés par une méthode indirecte. En effet, les espèces effectuant leurs comportements au-dessus de l'eau sont, pour un certain nombre emportées par le courant. L'étude de la dérive de surface dans le ruisseau issu de l'étang du Chatenay, nous a permis de suivre sur 24 heures, les fluctuations des populations d'*Hilara* recueillies dans un filet de 25 x 15 cm d'ouverture et de 0,5 mm de maille (tabl. 22). Parmi les trois espèces les plus abondantes, *Hilara manicata* présente une fréquence maximale le matin ,

Espèces		2h	5h	8h	11h	14h	17h	20h	23h	Nombre d'individus
Hilara manicata	♂	3	3	92	73	40	15	11	13	250
	♀	4	0	72	50	51	22	20	5	224
Hilara rejecta	♂	0	0	35	14	2	0	1	24	76
	♀	0	0	9	13	3	1	0	6	32
Hilara nigrina	♂	0	0	0	10	12	4	15	1	42
	♀	0	0	1	3	4	1	10	7	26
Hilara chorica	♂	0	0	0	5	9	6	4	0	24
	♀	0	0	0	1	0	1	1	0	3
Hilara fuscipes	♂	0	0	0	2	0	1	0	0	3
	♀	0	0	0	0	1	0	0	0	1
TOTAL	♂	3	3	127	104	63	26	31	38	395
	♀	4	0	82	67	59	25	31	18	286

Tabl. 22 - Résultats numériques des populations d'*Hilara* recueillis toutes les deux heures dans un filet tendu dans le ruisseau du Chatenay (Drift du 7 juillet 1969, mailles 0,5 mm ; ouverture 25 x 15 cm).



fréquence devenant progressivement plus faible jusqu' au soir et s'annulant la nuit tombée ; *Hilara rejecta* est plus fréquente le matin et le soir, alors que *Hilara nigrina* peu abondante le matin et le soir semble plus active au cours de la journée (fig. 70).

Tous nos prélèvements successifs dans un même essaim , ont montré des phénomènes analogues et, avec une constance très grande, ils ont mis en évidence le même ordre dans les périodes dominantes de l'activité des espèces.

La mesure régulière des conditions microclimatiques au moment de nos observations nous permet de soupçonner pour chaque espèce, une corrélation étroite entre la température , le degré hygrométrique d'une part et les comportements observés d'autre part.

Fig. 70 - Expression graphique du tableau 22.

Chez *Hilara maura* (tableau 23), les mâles et les femelles présentent dans les conditions naturelles un maximum d'activité pour une température comprise entre 12 et 16° et un degré hygrométrique supérieur à 60 %. Les modifications de l'activité de l'espèce se traduisent par une diminution du pourcentage des femelles de l'essaim quand la température dépasse 14° C.

Localités	Dates	*Hilara maura* ♂	*Hilara maura* ♀	Hygrométrie	T°	Orientation	Accouplements	% d'espèces différentes		
Lassy	13/5	58 %	42 %	62 %	17°75	+	-	0		
"	22/5	26 %	0	74 %	17°	+	-	*H. beckeri*	24	50
La Musse	17/5	55,1%	44,9%	85 %	15°5	-	-	0		
"	18/5	60 %	40 %	74 %	15°6	-	+	0		
Chasné	17/5	86 %	14 %	84 %	15°25	+	+	0		
Lassy	22/5	84 %	14 %	68 %	15°25	+	+	*E.pennipes*	2	
"	25/5	30 %	60 %	76 %	13°75	+	+	*H.monedula*	5	
								H. beckeri	5	

Tabl. 23 - Résultats de quelques observations sur *Hilara maura* suivant la température, l'hygrométrie et la composition de l'essaim.
Orientation : direction dominante dans les vols d'*Hilara* ;(+): orientation très marquée ; (-): vols désordonnés.

Chez *Hilara fuscipes* (tableau 24), le maximum d'activité correspond à des valeurs de température plus élevées, voisines de 20° C. Cette localisation des activités par rapport à certaines conditions du milieu , implique une distribution temporelle des comportements observés, dans la mesure où la température et l'hygrométrie subissent au cours de la journée des variations extrémement importantes.

Chez *Hilara medeterriformis*, dont les femelles sont strictement cantonnées aux essaims "terrestres" T , la distribution journalière des fréquence de capture est unimodale ; la plus forte valeur se situant vers 14 heures.

		Aquatiques				Terrestres				Espèces associées					
Dates	H.	♂	♀	Hyg. %	T°	♂	♀	Hyg.	T°	Aquatiques Ep0	♂	♀	Terrestres Ep1	♂	♀
15/6	9h30	8	0	76	17	10	36	72	17	*H.griseifrons*	10		*H. chorica*	9	9
										H. manicata	25	60	*H. griseifrons*	0	36
										H. chorica	1	3			
15/6	10h	35	27	70	21	0	15	60	21	*H.griseifrons*	3	1	*H.griseifrons*	38	19
										H.fulvibarba	7	13	*H.medeterri-formis*	4	23
										H. chorica	6	6			
	14h	21	21	62	24	0	0	58	22	*H. chorica*	30	23	*H.medeterri-formis*	4	48
													H. griseifrons	17	30
	17h30	0	0	62	22	16	10	63	21	*H.fulvibarba*	22	40	*H.griseifrons*	28	40
										H. chorica	11	7			

Tabl. 24 - Résultats de quelques observations sur *Hilara fuscipes* suivant la température, l'hygrométrie et la composition de l'essaim.

Chez *Hilara manicata* et *Hilara fulvibarba* strictement cantonnés aux essaims aquatiques, il n'existe également qu'un seul maximum . Enfin, chez *Hilara fuscipes*, *Hilara griseifrons* et *Hilara chorica*, l'activité est distribuée entre les deux types d'essaims A et T ; le maximum de l'un correspondant à un minimum de l'autre (fig. 71).

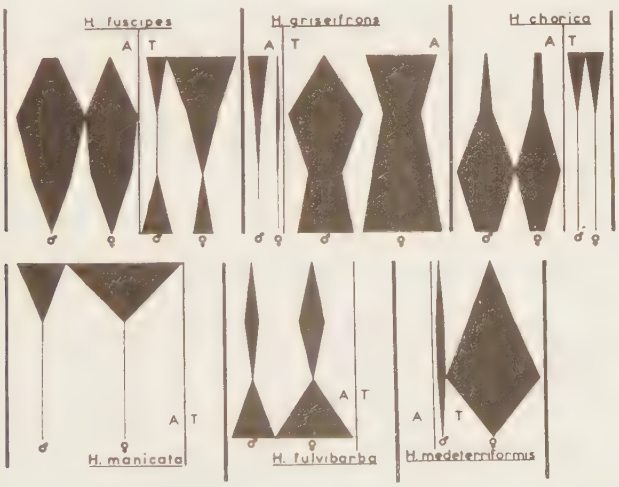


Fig. 71 - Variations journalières des populations de 6 espèces d'*Hilara* pendant la journée du 15 juin 1965 à Lassy L_2, L_4 et à Paimpont.
1 cm = 10 % de la population totale de l'essaim.

Ces résultats très nets permettent de supposer un échange plus ou moins important entre les populations des différents essaims d'une même localité.

Les difficultés techniques ne nous ayant pas encore permis de prouver l'existence de ces micro-migrations, nous pouvons penser, si elles existent vraiment, qu'elles sont étroitement soumises à l'influence des facteurs microclimatiques. Les fluctuations laissent supposer l'existence chez les espèces considérées, de périodes de non-activité, confirmées par la concentration périodique d'individus de la même espèce voire du même sexe à la face inférieure des feuillages d'*Alnus* ou de *Salix* sur les rives des ruisseaux. (photo 3).

Photo 3

Mâles et femelles de *Hilara maura*, au repos.

4 - Etude du déterminisme de l'orientation dans les essaims de femelles.

Les Insectes se déplacent dans chaque station selon des normes bien précises. Les vols orientés permettent à chaque individu d'effectuer un va-et-vient entre les deux limites , il en résulte une inversion du sens de déplacement et une différence importante dans la perception des conditions de

de l'environnement. La vitesse de vol est toujours beaucoup plus importante sur l'un des trajets, et les accouplements quand ils se produisent sont toujours localisés dans le plus lent des deux parcours.

Les seuls travaux pouvant nous servir de référence concernent les Diptères Nématocères. DOWNES (1954) remarque que les comportements sexuels de *Culicoïdes* se produisent dans un type d'essaim dont il a analysé le mode de formation. Les mâles se rassemblent au-dessus d'un repère, le " Swarm marker" qui consiste en un objet dont la taille et la couleur peuvent varier dans une très large mesure, mais qui doit se détacher nettement par contraste. Il a ainsi provoqué la formation d'essaims de mâles au-dessus de morceaux de toile noire placés dans une allée au sol clair. Il constate en outre que les "swarm-marker" sont spécifiques : " *no swarms consisting of more than one species were found and there is evidence that the swarm-markers are specifics* " (DOWNES,1954). De multiples observations semblables sont signalées à propos des Culicides et des Chironomides.(CORBET,1962-1964 ; HADDOW, 1964 ; HARWOOD, 1964 ; SYRJAMAKI, 1966 etc...).

Certaines différences essentielles caractérisent les phénomènes observés à propos des moustiques et des *Hilara*, (tabl. 25).

	NEMATOCERES		*HILARA*
	Chironomides	Culicides	
Sexe	Mâles		Femelles
Sens des déplacements :	Dominante verticale au-dessus du repère.		Orientation invariable dans un plan horizontal.
Importance des déplacements les plus fréquents :	Quelques dizaines de cm - variations importantes d'un individu à l'autre.		Deux à cinq mètres suivant la longueur de la station. La distance maximum est parcourue par chaque individu.
Limites de l'essaim:	Fluctuantes dans le volume situé au-dessus d'un seul repère.		Très précises entre deux repères.
Spécificité du ou des repères :	Stricte		Variable au cours de la saison ou de la journée.

Tabl. 25 - Comparaison des caractéristiques des essaims de Diptères Nématocères et des essaims orientés chez *Hilara*.

a) *Les repères optiques :*

Il est facile de constater que les niveaux auxquels se font les retours en arrière coïncident avec un repère visuel (une branche plus longue, une touffe de fougères etc.). les essaims terrestres situés généralement à l'abri du feuillage d'un arbre sont limités par la verticale des branches . Nous avons tenté de modifier la longueur des déplacements des Insectes en substituant au repère naturel un rameau et en le déplaçant ; nous avons noté que le niveau des retours en arrière suivait le nouveau repère. Cette constatation nous a encouragé à mieux connaître le rôle exact des repères visuels grâce à l'utilisation d'écrans en carton noir de taille facilement mesurable.

-- Signification de l'écran.

Un écran de 40 cm de hauteur sur 1,20 m de largeur introduit dans un essaim orienté, perpendiculairement aux deux sens de progression des Insectes provoque des réactions différentes suivant les conditions de l'expérience:

Fig. 72, a : Ecran vertical parallèle aux rayons du soleil. Il n'y a pas d'ombre projetée, et les Insectes effectuent un mouvement de retour en arrière à une dizaine de centimètres de l'obstacle.

Fig. 72, b : Ecran placé perpendiculairement aux rayons directs du soleil, il projette une ombre. Côté ensoleillé, les *Hilara* réagissent comme en a ; sur l'autre face, ils ne dépassent jamais la limite de l'ombre projetée.

Fig. 72, c : L'écran est orienté comme en b, mais il est incliné vers le soleil de manière à modifier la surface de l'ombre projetée. Dans ce cas, les Insectes atteignent toujours la limite de l'ombre même s'ils dépassent la verticale de la base de l'écran.

Un écran placé horizontalement sur la surface de l'eau provoque quelques retours en arrière à condition que la largeur dépasse 80 cm.

-- Détermination de la taille minimum du repère efficace :

Toutes les expériences ont été réalisées à l'aide d'un écran de 40 cm de hauteur. En réduisant cette dimension à 20 cm, il ne sera plus un obstacle sur le trajet d'une partie des *Hilara* qui passent au-dessus sans modifier leur trajectoire. Les autres font demi-tour de la même manière que pour l'écran de plus grande taille.

Nous avons réduit la hauteur de l'écran à 10 cm (fig. 72, d) . A ce moment, tous les *Hilara* volant à ce niveau heurtent l'obstacle sans que nous puissions déceler une tentative d'évitement. Il est possible d'entendre très distinctement le crépitement des nombreux petits chocs des *Hilara* heurtant le carton de l'écran.

Il est dangereux de donner une interprétation du phénomène se produisant dans le cas des petits écrans. En effet, dans les conditions naturelles, l'essaim est limité par des repères de grande taille, mais dans ces essaims, les obstacles de plus petite taille ne détruisent pas une partie de l'essaim. L'écran de 10 cm introduit dans l'essaim semble constituer,en réalité , la taille minimum qui revêt une signification nouvelle par rapport aux repères déjà utilisés.

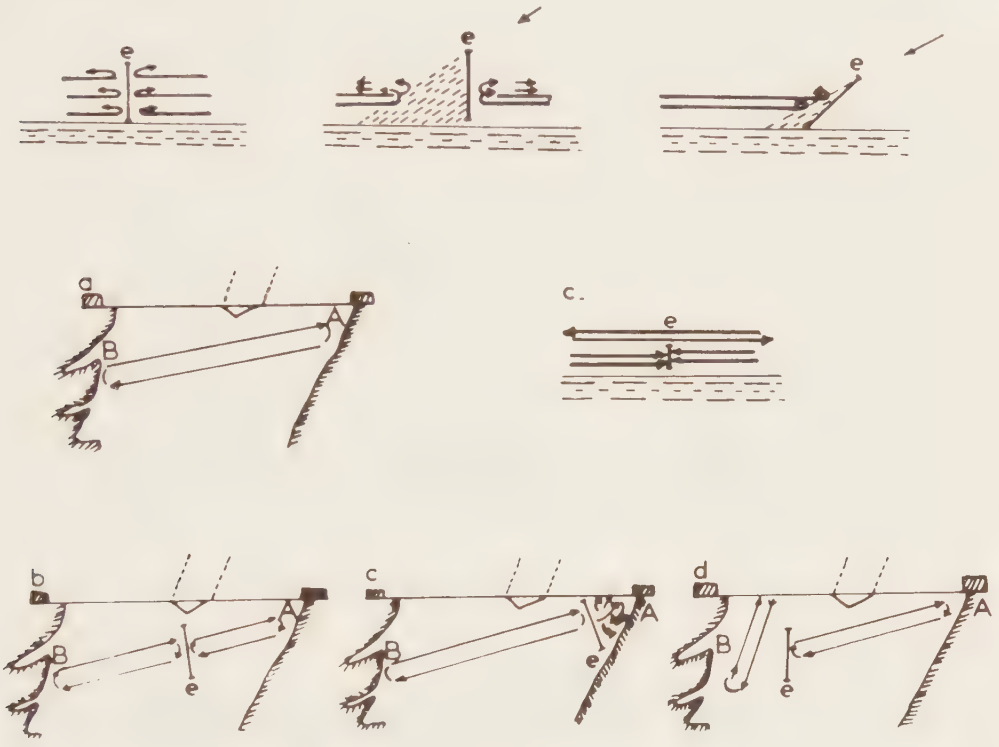


Fig. 72 - Schéma des principales expériences réalisées dans le but de déterminer les facteurs de l'orientation.
a : Ecran de grande taille, pas d'ombre.- b : Influence de l'ombre de l'écran.- c : Influence de l'ombre (écran incliné).- d : Ecran de petite taille (inférieur à 10 cm).- e : Limite de l'essaim dans les conditions naturelles.- f : Division en deux essaims de l'essaim pré-existant.- g : Déplacement de l'écran jusqu'à disparition de l'un des deux essaims.- h : Orientation de l'un des essaims sous l'influence du vent.

-- Détermination de la distance minimum compatible avec la présence d'un essaim.

Un écran a été disposé verticalement sur le parcours des *Hilara* de l'essaim E_1 de la station de Lassy. Les modifications qu'il provoque dépendent de sa position relativement aux deux extrémités du parcours :

Fig. 72, f : L'écran est à mi-distance entre A et B : deux essaims se constituent de part et d'autre.

Fig. 72, g : L'écran est rapproché de A, le trajet des Insectes situés vers A devient de plus en plus court, et toute trace d'orientation disparaîtra pour une distance minimum de 1 mètre environ. L'essaim situé en B devient de plus en plus important car certains des *Hilara* de A contournent l'écran et viennent renforcer cet essaim.

b) *Mise en évidence d'une anémotaxie dans la prise d'orientation.*

Dans les stations où la largeur du ruisseau devient plus grande, il n'est pas possible de distinguer un repère optique semblable à ceux que nous venons d'énumérer, les Insectes faisant le demi-tour à la limite de l'ombre d'un pont ou des branches d'un arbre. Il est courant de percevoir alors un léger souffle dirigé comme les déplacements des femelles d'*Hilara*. Nous avons réussi à modifier l'essaim E_1 de la station de Lassy et à reproduire ces conditions particulières. En déplaçant l'écran vers B de manière à atteindre la distance minimum précédemment définie, l'essaim ne disparaît pas, mais prend une direction perpendiculaire à la précédente (fig. 72,h). Le repère B continue à jouer son rôle, mais l'autre extrémité des parcours coïncide avec l'ombre du pont sur le Canut. Le sens des déplacements devient alors parallèle au souffle du vent.

Pendant cette expérience, l'essaim situé en A maintient son orientation primitive.

c) *Influence de la luminosité.*

Les mesures effectuées ne nous donnent que des renseignements fragmentaires sur les conditions exactes régnant dans les biotopes au moment de l'observation. Nous n'avons pas analysé la composition spectrale de la lumière et nous ne savons pas l'importance de la polarisation de certaines réflexions. Les résultats obtenus ont tout de même une valeur de comparaison avec les travaux effectués à l'aide de moyens semblables sur d'autres Diptères.

-- Méthodes de mesures :

Le luxmètre utilisé donne une valeur de luminosité limitée à une seule direction, c'est pourquoi, afin de mieux préciser les conditions régnant en différents points d'un essaim, nous avons noté les différentes valeurs lues en faisant pivoter la cellule dans un plan horizontal. La représentation graphique (fig 73) est obtenue en figurant chaque lecture par un vecteur de longueur et d'orientation correspondantes. Les valeurs limites pour

lesquelles il est encore possible de rencontrer des essaims sont très éloignées. Le minimum est très souvent voisin de 1000 Lux et l'angle limitant la zone à rayonnement supérieur à 600 Lux peut être largement ouvert ou au contraire presque fermé (fig. 73 : Lassy 13/5/65 ; Chasné 17/5/65).

La comparaison des variations directionnelles de la lumière aux deux extrémités et à mi-distance d'un essaim orienté est une indication sur la manière dont les informations reçues par l'Insecte d'un bout à l'autre de son trajet.

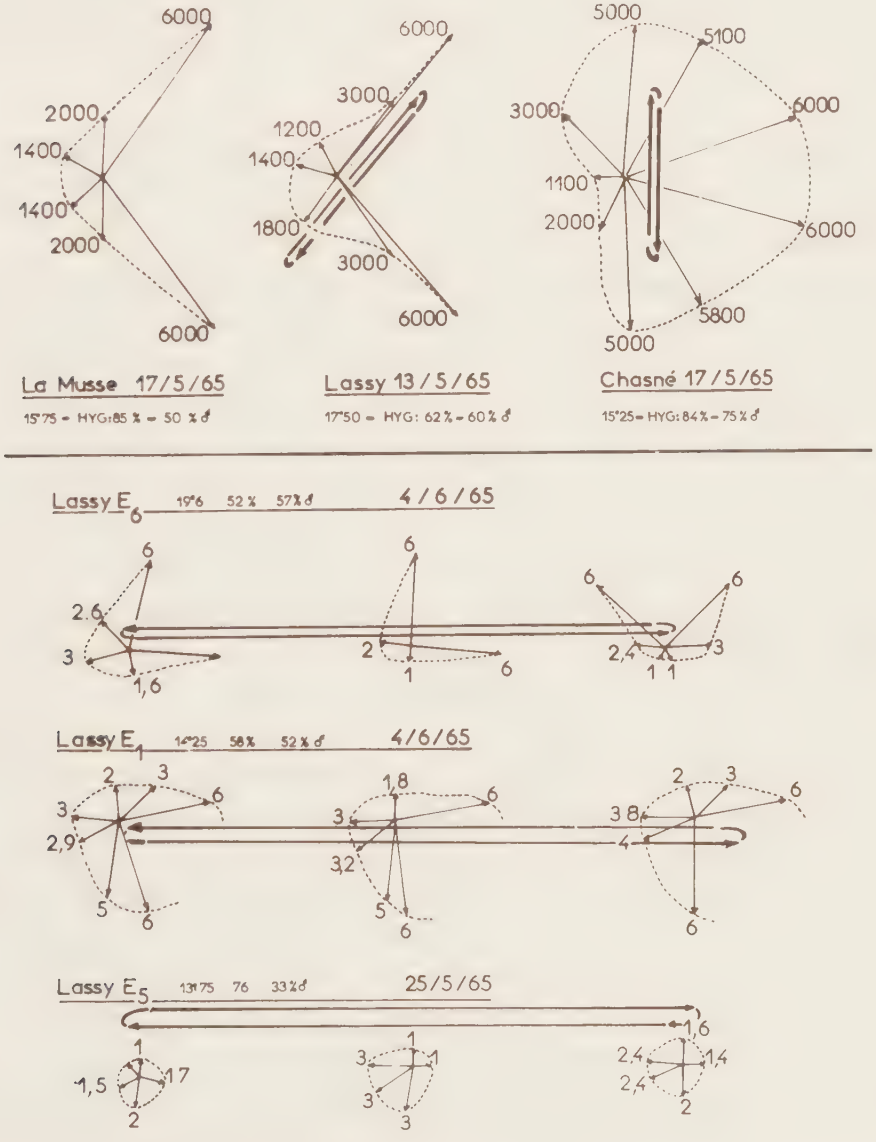


Fig. 73 - Influence de la luminosité : quelques exemples de représentation des variations de l'intensité lumineuse suivant la direction, telles qu'elles ont été mesurées sur le terrain.
(les flèches indiquent l'orientation des femelles dans les essaims au moment des mesures).

Il en ressort que l'orientation prise pour être indépendante de la position du soleil, n'en est pas moins liée à un gradient lumineux établi entre les deux points de retour du parcours. L'extrémité la plus éclairée révèle une courbe caractéristique à maximum dirigé vers le soleil ; les deux autres présentant les plus grandes valeurs vers la première.

Cette constatation est d'autant plus nette que l'éclairement est contrasté (fig. 73, E_6 Lassy 4/6/65). Dans le cas où les intensités moyennes sont plus faibles (fig. 73, E_5 Lassy) les maxima inférieurs à 3000 Lux sont à peine suffisants pour entretenir une orientation et nous avons toujours constaté la présence d'un courant d'air parallèle à la direction des vols.

5 - Discussion.

Les observations ci-dessus, montrent l'existence de séquences de comportements stéréotypés, communs à tous les *Hilara*.

Une remarquable diversité des réactions motrices aux variations journalières des conditions du milieu extérieur, ainsi qu'aux caractéristiques topographiques de chaque localité se superpose à cette uniformité des comportements. Il résulte de ces constatations, une localisation stricte des stations d'observation ainsi que des essaims orientés de femelles ; il résulte d'autre part, une distinction écologique et spécifique entre les essaims situés au-dessus de l'eau (A) et ceux situés au-dessus du sol (T) . Enfin la mise en évidence d'une succession des populations différentes dans les essaims d'accouplements correspondant à un ajustement synchronisé par des conditions microclimatiques favorisant la présence d'espèces sympatriques en permettant une alternance entre leurs périodes d'activité.

Le déterminisme du vol orienté des femelles ne trouve une homologie chez aucun autre Diptère, et, en particulier, chez les Nématocères. Les va-et-vient des différents individus entraîne une inversion des réactions vis-à-vis du gradient lumineux et aussi des courants mis en évidence dans chaque station. L'existence d'une vitesse de déplacements beaucoup plus grande dans l'un des trajets de chaque essaim montre que cette orientation est la résultante de réactions motrices à plusieurs stimulations du milieu extérieur.

L'importance des repères situés aux extrémités des parcours semble être grande ; en conséquence le retour en arrière de l'Insecte ne serait pas dû à une trop grande vitesse de déplacement des repères situés latéralement, comme c'est le cas chez les Nématocères (KELLOG, 1964). On peut penser que

l'angle sous lequel l'Insecte distingue l'obstacle est une indication sur la distance de ce dernier, et le nombre d'ommatidies impressionnées augmente évidemment avec cet angle. Pour un nombre maximum d'ommatidies mobilisées , l'Insecte effectuerait le retour en arrière. Dans le cas où l'obstacle est trop petit (10 cm) l'angle maximum est atteint alors que l'Insecte est trop près de l'écran. Ses possibilités matérielles d'élaboration et de transmission d'un ordre moteur d'évitement sont dépassées et l'animal heurte l'obstacle.

B - DESCRIPTION ET ANALYSE ETHOLOGIQUE DES COMPORTEMENTS DE REPRODUCTION DE *MEGACYTTARUS CRASSIROSTRIS*.

Les comportements liés à la reproduction présentent chez *Megacyttarus crassirostris* une grande parenté avec ceux des *Hilara*. Chez cette espèce la pariade s'accompagne de la transmission d'une proie du mâle à la femelle, selon les modalités tout à fait analogues à ce qui se passe en définitif chez tous les *Empidinae*. Il n'existe pas ici de sécrétion glandulaire à l'origine d'un cocon ou d'un ballonnet, la valeur nutritionnelle de la proie transmise est donc plus directe. Les séquences comportementales accompagnant cette offrande présentent,cependant, la plus grande valeur éthologique et écologique.

L'ensemble des manifestations visibles du comportement des imagos n'est pas immuable. Il varie avec la station, ainsi qu'au cours de la journée. Plusieurs phases successives ont pu être distinguées, mais elles n'ont pas la même importance et il est possible de dégager une hiérarchie en séparant celles qui sont nécessaires au déroulement du comportement d'accouplement de celles qui ne se manifestent que dans certaines conditions liées à des facteurs écologiques particuliers . Ces observations sont possibles dans la plupart des stations décrites à propos des *Hilara*, mais surtout à Lassy (E_6), La Musse et aussi Le Chatenay (E_{p2}).

1 - Comportement sexuel type :

-- phases obligatoires : Les mâles de *Megacyttarus* volent à une dizaine de centimètres au-dessus de la surface d'un ruisseau, à la recherche de petits Insectes, en particulier, d'espèces du genre *Hilara primula*. Ils n'effleurent jamais l'eau comme le font les mâles d'*Hilara*. Lorsqu'un mâle a réussi la

capture d'une proie, son vol devient beaucoup plus régulier. Il s'élève lentement à une hauteur variable.

Pour que le comportement se poursuive, la présence d'une femelle est nécessaire, cette dernière vient se placer au-dessus du mâle et l'accouplement se produit à la fin d'une figure extrêmement rapide au cours de laquelle la femelle s'empare de la proie. Le couple continue à voler et le plus souvent quitte la station et disparaît à notre vue.

Cette séquence proche des observations de *Hilara*, comprend quatre phases : chasse, approche, appariement, transmission. C'est l'observation de ces quatre phases sur un territoire qui nous permet de le définir comme " station à *Megacyttarus crassirostris* " .

-- phases accessoires : Les autres manifestations du comportement, différentes pour chaque sexe, sont plus directement liées aux facteurs externes. Le vol des femelles peut se manifester de deux manières :

a) Elles peuvent ne pas former de rassemblements denses, mais rester dispersées au-dessus de la zone où évoluent les mâles, en particulier, quand il s'agit d'un étang (ex.: La Musse). Leur altitude varie au cours de la journée et leurs déplacements sont désordonnés.

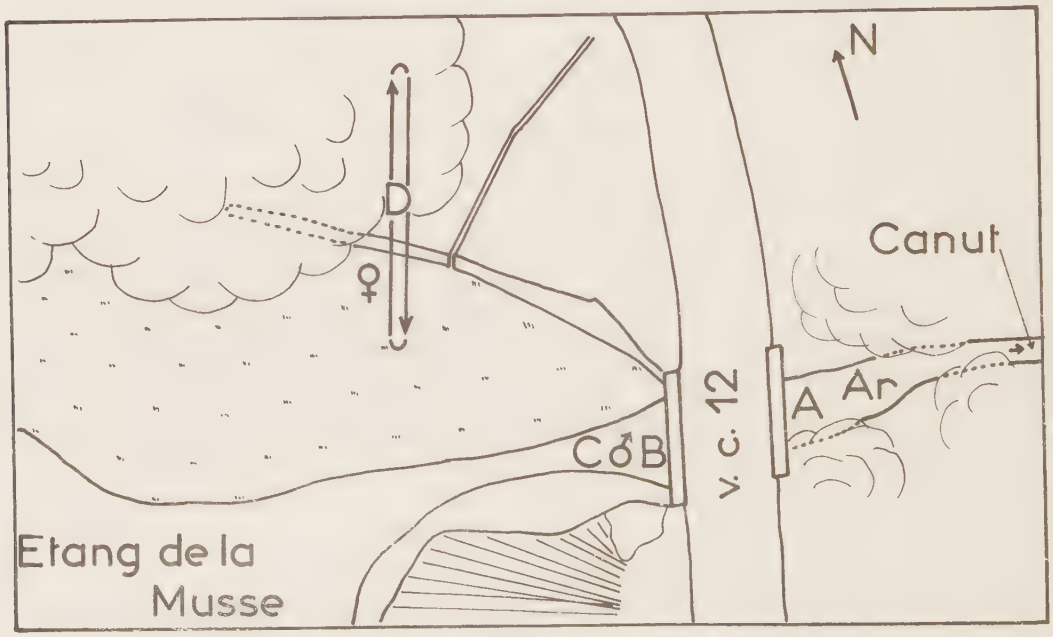


Fig. 74 - Plan détaillé de la station de l'étang de la Musse. A, B : essaims de dispersion des mâles.- C : Zone de capture des mâles et des femelles.- D : essaim orienté de femelles.

b) Elles peuvent former aussi des rassemblements beaucoup mieux structurés, ce qui s'observe dans certaines stations privilégiées : les femelles se groupent, à certains moments, en essaims particuliers dans lesquels leurs déplacements sont orientés horizontalement et parallèlement à une seule direction.

Ces essaims sont parfaitement homologues à ceux décrits chez les femelles d' *Hilara* et sont déterminés par des conditions topographiques et microclimatiques comparables. Dans une station donnée (Lassy, Chatenay) leur orientation est toujours la même et les périodes de vol sont en relation directe avec les conditions de température et d'hygrométrie, ce qui correspond à des périodes d'activité de vol qui ne sont pas synchrones d'une station à l'autre.

Les mâles cessent parfois de chasser, ils s'élèvent alors à des hauteurs très variables, mais à aucun moment l'essaim qu'ils forment n'est orienté comme chez les femelles. Leurs déplacements y sont à dominante verticale et leur ampleur varie d'un individu à l'autre. Nous nommons ces essaims dont la localisation est beaucoup plus fluctuante dans chacune des stations où ils se manifestent : " *essaims de dispersion des mâles* ".

Les couples peuvent, dans certains cas, suivre les allées et venues d'un essaim de femelles et former, à quelques dizaines de centimètres au-dessous, un autre essaim orienté, beaucoup plus rare et fugace.

En conclusion, en plus des phases obligatoires, on peut distinguer quatre types de rassemblements ou types de vols : *la dispersion des femelles, les essaims orientés de femelles, les essaims de dispersion de mâles, les essaims de couples.*

Le plus souvent *Megacyttarus crassirostris* forme des rassemblements de l'un ou l'autre des types décrits, le nombre des participants y dépasse la centaine, et les espèces étrangères y sont en général très rares. Par contre, il arrive que des individus de *Megacyttarus* soient capturés en très petit nombre dans les essaims d'autres Diptères (tabl. 26). Dans ce cas, les mâles et les femelles de notre espèce peuvent être observés, comme c'est le cas chez *Rhamphomia curvipes* (POWELL, 1964), capturant les *Hilara* dont ils suivent les déplacements.

Megacyttarus crassirostris *Hilara primula*	12 ♂ 3 ♂	0	0	0
Megacyttarus crassirostris *Hilara maura*	11 ♂ 17 ♂	4 ♂ 6 ♀	20 ♀ 32 ♂	4 ♀ 10 ♀
Megacyttarus crassirostris *Hilara monedula*	0	0	7 ♀ 1 ♂	0
Megacyttarus crassirostris *Hilara beckeri*	0	0	7 ♀ 3 ♂	0
Megacyttarus crassirostris *Hilara interstincta*	7 ♂ 7 ♂	7 ♂ 15 ♀	0	0

Tabl. 26 - Composition de quelques essaims dans lesquels *Megacyttarus* se trouve associé en petit nombre à diverses espèces d'*Hilara*.

2 - Rapport entre les facteurs microclimatiques et les comportements observés :

Les plus importants de ces facteurs semblent être la température, l'hygrométrie et la luminosité.

a) *Influence de la température :*

Les températures les plus basses auxquelles s'observent les comportements de chasse des mâles sont voisines de 11° ; ils volent alors à un niveau inférieur à 1 m au-dessus de l'eau. Lorsque la température s'élève au cours de la journée, les autres phases décrites précédemment apparaissent, mais les mâles et les femelles réagissent différemment à la variation des conditions du milieu et constituent très souvent des rassemblements localisés de manière distincte . Nous avons réuni en un tableau nos observations et les conditions microclimatiques auxquelles elles correspondent.

Dates	Heure	T°	Hygrom.	Hauteur	Nombre ♂	Nombre ♀	Autres espèces	Observations
11/5/66	10h30	16°8	76%	0-1m	18	0	*H.maura*	Chasse
	10h45	15°5	70%	0-1m	5	0	*H. maura*	"
	11h15	16°5	70%	2,3,5m	15	0	0	Sans signification
	11h30	17°	65%	4m50	0	4	0	Essaim orienté
12/5/66	10h30	14°5	82%	0m50	6	0	*H. maura* *H.pilosa*	Chasse
	10h45	14°5	82%	2m	3	1	*H. maura* *H. pilosa*	Accouplements
13/5/66	11h	21°5	48%	0-4m	10	1	0	Non orienté
	11h	21°5	48%	4-5m	1	5	0	Essaim orienté

Les mâles peuvent chasser au niveau de l'eau à des températures très variables ; cependant, à partir de 14°, ils tendent à se disperser verticalement en relation avec l'augmentation de la température. La dispersion verticale la plus importante, atteignant 4 à 5 mètres, a été observée à plus de 21° C ; il s'agit alors des " vols de dispersion".

Les femelles ne constituent pas d'essaim au-dessous de 13°5, valeur pour laquelle s'observent le plus grand nombre d'accouplements.

La localisation et la hauteur à laquelle se forme un essaim orienté étant déterminées par la station elle-même, il apparaît que si l'essaim est situé à une faible hauteur, entre 1,50 m et 3 m, il se formera vers 13°5 ou 14°, alors que s'il est situé plus haut de 4 à 6 m , il n'existera que pour des températures voisines et supérieures à 16° (fig. 74, B,D) . Le premier cas est réalisé dans les stations de Lassy et Paimpont, alors que le deuxième cas est réalisé à la Musse.

Quand les essaims orientés ne sont pas constitués au sens défini ci-dessus, alors que la température dépasse 13°, les femelles sont alors dispersées et les comportements d'accouplements n'ont la possibilité de s'accomplir que s'il y a un rassemblement de mâles.

En conclusion, le plus grand nombre des accouplements chez *Megacyttarus crassirostris* se produit à des températures voisines de 13° ou 14° et selon deux processus différents, soit avec des femelles en dispersion dans les stations où la localisation de l'essaim orienté serait trop élevée, soit avec des femelles en essaims orientés quand cet essaim est situé entre 1 m et 3,50 m . Les accouplements sont beaucoup plus rares entre 15 et 18° quand les mâles sont en essaims de dispersion et les femelles en essaims orientés éloignés les uns des autres. Enfin, il peut se produire quelques rares accouplements aux températures plus fortes car la dispersion des mâles est maximale et ils atteignent alors les essaims de femelles les plus élevés (fig. 75, 1).

b) *Relations entre la température et l'hygrométrie.*

L'hygrométrie a été mesurée de deux façons, immédiatement au moment même de l'observation, grâce à un psychromètre et par enregistrements hebdomadaires au moyen d'un thermohygrographe.

Il n'est pas possible de dissocier les mesures d'hygrométrie des mesures de température. Nous avons rassemblé en un tableau les données de l'une ou de l'autre en rapport avec nos observations (fig. 75, 2). L'hygrométrie a été placée en abscisses et les valeurs de température en ordonnées. Les symboles utilisés correspondent à différents comportements des mâles ou des femelles : *chasse des mâles, dispersion, essaims orientés de femelles* ,

accouplements. Il en ressort que la majorité des accouplements a lieu pour des hygrométries voisines de 70 % et des températures de 13 à 15°. On observe aussi qu'en général, les mâles semblent plus fréquents en hygrométrie forte et les femelles en hygrométrie faible, sauf si la température dépasse 21°. Les mâles se dispersent alors beaucoup plus haut et atteignent les essaims de femelles les plus élevés. Des accouplements peuvent à nouveau être observés.

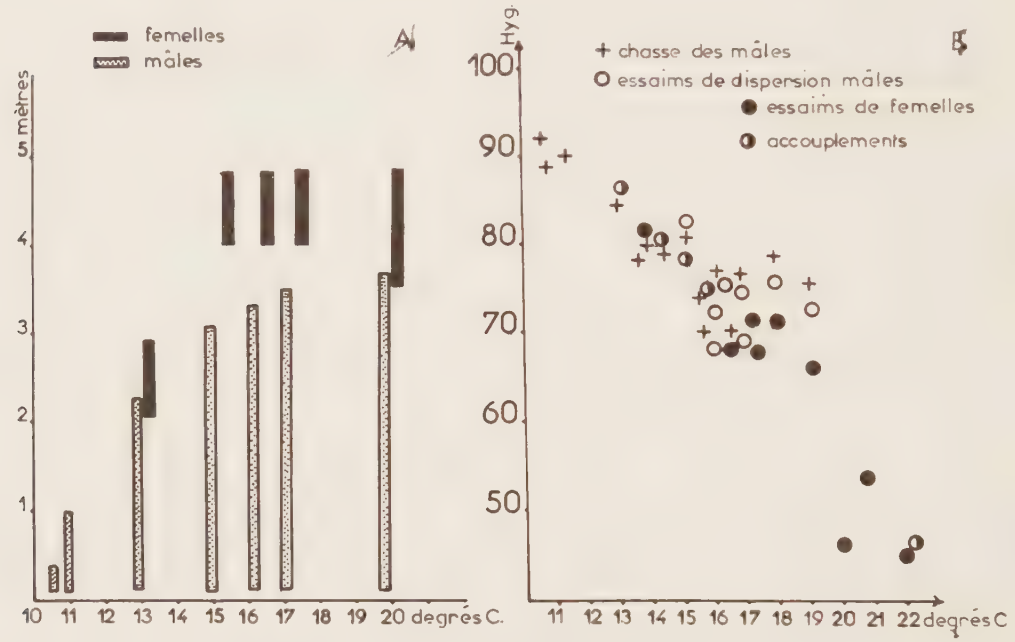


Fig. 75 - 1 : Répartition verticale des mâles et des femelles en fonction de la température ;
2 : Influence de la température et de l'hygrométrie sur le comportement.

Afin de mieux préciser les rôles liés de la température et de l'hygrométrie, des enregistrements thermo-hygrométriques simultanés ont été effectués à la station de la Musse, l'un au niveau des essaims de mâles, l'autre au niveau des essaims de femelles. Leur superposition illustre le rôle régulateur des eaux en atténuant les écarts nycthéméraux de température et d'hygrométrie. Les variations constatées sont beaucoup plus importantes dans les enregistreurs placés aux niveaux élevés. A titre d'exemple, nous rapportons les enregistrements obtenus pendant la semaine du premier au sept juin 1965 (fig.76). La journée du premier ne montre pas de nettes différences entre les deux niveaux, mais les brusques variations de l'hygrométrie indiquent un brassage de l'air par le vent qui soufflait ce jour-là.

Ces conditions sont favorables aux accouplements, car les Insectes sont rassemblés par le vent dans les zones abritées et volent lors de chaque accalmie Leur forte concentration favorise les pariades, bien qu'il ne se forme pas d'essaims orientés de femelles ni d'essaims de dispersion des mâles. A partir du mardi 2 juin, le vent s'est atténué et certains phénomènes apparaissent nettement au cours de la journée ; il existe, pendant la période de douze à dix sept heures environ, une nette différence entre l'hygrométrie et la température de chacun des niveaux. Les essaims sont alors séparés et les accouplements rares. Au contraire, pendant la matinée et à la fin de la journée, l'hygrométrie et la température sont modérées (T° = 13° ; Hygr. = 70 %) et égales à tous les niveaux ; c'est à cette heure là que se produisent la plupart des accouplements, même si les différentes formes d'essaims ne sont pas constituées. Nous interprétons ces résultats comme des arguments en faveur de la distinction faite ci-dessus entre les comportements obligatoires et les autres manifestations du comportement plus directement liées aux facteurs externes, mais non indispensables à la perpétuation de l'espèce.

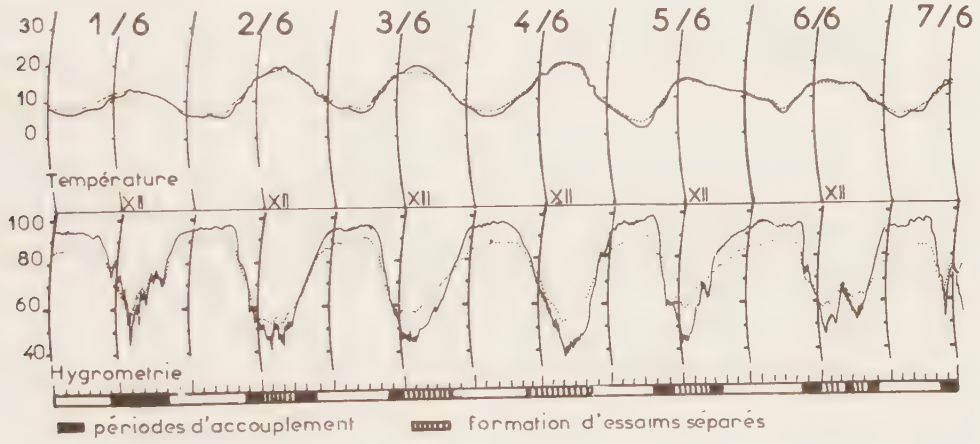


Fig. 76 - Variations de température et d'hygrométrie au niveau des essaims de mâles (traits pleins) et de femelles (traits pointillés) pendant une semaine.

c) *Influence de la luminosité.*

La luminosité a été mesurée en un ou plusieurs points de chaque essaim. Il nous a paru intéressant de connaître la répartition des intensités suivant la direction de l'espace.

Les valeurs maximales sont dans la direction du soleil, et dépassent 6000 Lux, mais l'intensité réfléchie par les nombreux écrans, arbres , talus, buissons, paraît la plus significative. Au niveau où sont observés les accouplements, le minimum est le plus souvent voisin de 2600 Lux , mais il peut s'abaisser à 600 et même 400 Lux . L'influence paraît accentuée ou diminuée suivant les conditions de température et d'hygrométrie. C'est, en effet, lorsque l'hygrométrie est faible et la température élevée que les essaims sont localisés aux zones abritées des rayons solaires directs, alors qu'ils envahissent les zones plus exposées en cas d'hygrométrie plus forte et de température moyenne ; c'est le cas des femelles dispersées ou des essaims de dispersion des mâles (fig. 77).

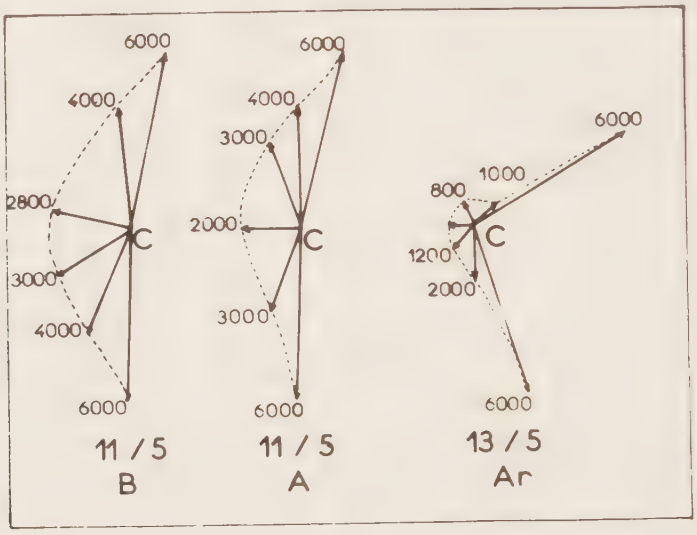


Fig. 77 - Mesures de luminosité au niveau des "essaims de dispersion" à la station de La Musse. A, B, Ar : localisation des essaims, voir figure 74 .
Conditions de température et d'hygrométrie : B : t° = 15°5 ; hygr.=70 % .- A : t° = 15°5 ; hygr.=70 % .- Ar : t° = 21°5 ; hygr.= 50%.

3) Discussion.

Megacyttarus crassirostris présente les comportements de pariade caractéristiques de tous les *Empididae*, c'est-à-dire que le mâle capture une proie qu'il transmet à la femelle au moment de l'accouplement. Le comportement de capture en vol rappelle les descriptions propres à certaines espèces du genre *Rhamphomyia* (POWELL et STAGE, 1964 ; GRUHL, 1963 ; SYRJAMAKI, 1966) ; il est par contre différent de celui de nombreuses espèces d'*Hilara* ou d'*Empis*.

Nous avons fait la distinction entre les phases obligatoires du comportement : *vol de chasse des mâles, vol d'approche des mâles et des femelles, accouplement, vol du couple,* et les phases accessoires seulement liées

aux conditions climatiques et microclimatiques : *dispersion des femelles, essaims orientés de femelles, essaims de dispersion des mâles, essaims de couples*. L'étude des facteurs climatiques intervenant dans le déterminisme de ces phases montre l'importance simultanée de la température, l'hygrométrie et la luminosité . Les mâles et les femelles réagissent de manière différente et leur réunion ne se produit que dans certaines conditions que nous avons tenté de préciser. Ainsi, les mâles manifestent leur comportement de chasse à partir de 11° et tendent à se disperser au moment où la température s'élève et où l'hygrométrie diminue ; quant aux femelles, elles ne volent qu'au-dessus de 13° et la hauteur à laquelle elles se trouvent est fonction de la température . La nature de leurs rassemblements dépend alors des caractéristiques topographiques de la station dans laquelle la localisation des essaims orientés est en outre définie et immuable. La figure 78 réunit et met en parallèle les formes de comportements observées dans chacune des deux stations de la Musse et de Lassy. La différence tient au fait que l'essaim orienté des femelles est situé à 3 m environ à Lassy et à 5 m à la Musse.

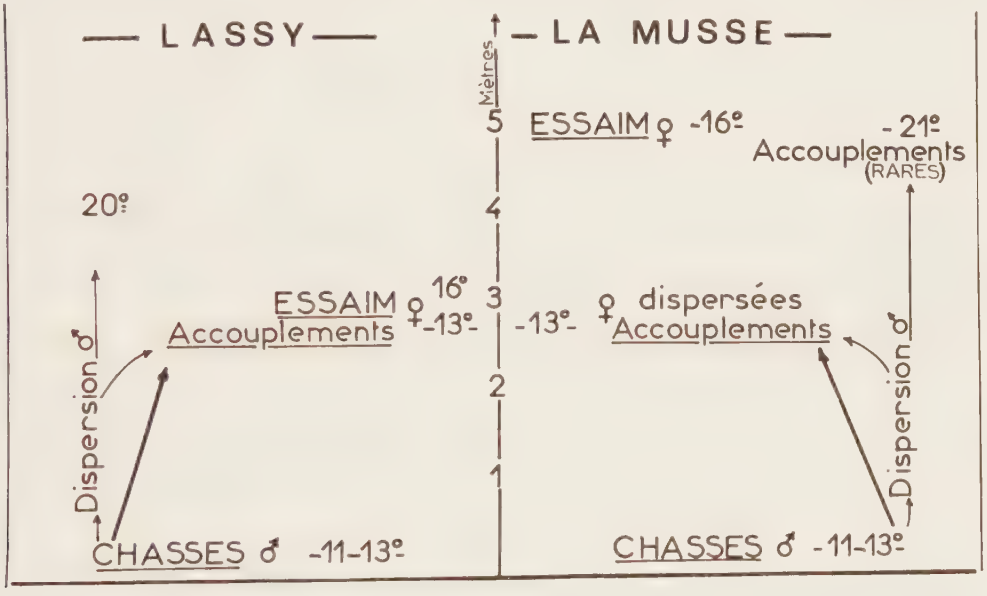


Fig. 78 - Comparaison des phénomènes observés dans les deux stations de Lassy et de la Musse.

Nous avons montré que les pariades se produisent dans toutes les circonstances qui amènent les mâles au contact des femelles. Ces circonstances peuvent être classées en deux types principaux : le premier correspond à la réponse active des mâles et des femelles à certains facteurs du milieu

(température, hygrométrie, luminosité) ; le deuxième est passif puisqu'il s'agit de la concentration des Insectes en un biotope par une cause mécanique, en particulier le vent. Cette manière d'interpréter nos observations, nous entraîne à exclure du comportement de pariade, les différents types d'essaims décrits, en particulier, les essaims de dispersion des mâles, les vols dispersés ou orientés de femelles qui ne sont que des réponses des Insectes à une somme de stimuli du milieu externe.

Nous avons tenté de montrer l'influence de facteurs topographiques et microclimatiques sur les diverses phases du comportement naturel de *Megacyttarus crassirostris*. Des travaux menés de façon analogue chez d'autres Diptères ont également montré l'importance d'une étude écologique de ce type. Cependant, les facteurs dominants sont parfois d'ordre différent, ainsi les " *Swarming flights* " des mâles de nombreux Diptères Nématocères sont comparables aux " essaims de dispersion " des mâles de *Megacyttarus crassirostris* par leur sex-ratio et l'orientation du vol de chaque individu ; toutefois , ces derniers ne semblent pas exiger un repère particulier au sol, alors qu'un " *Swarm-marker* " est nécessaire à la formation de ce genre d'essaim chez les Nématocères (DOWNES,1964; SYRJAMAKI,1966). De plus, une telle comparaison est toujours difficile car presque tous les travaux cités concernent des Insectes piqueurs hématophages, Tabanides (THORSTEINSTON, 1966) ou Culicides chez lesquels l'orientation n'obéit pas au même critère de base ; ils réagissent en particulier aux formes de certains objets ou à des sources de chaleur rappelant un animal homéotherme. Les Diptères Empidides, prédateurs ou floricoles ne sont pas influencés par une inadaptation de cette nature.

C - VALEUR ECOLOGIQUE ET PHYLOGENETIQUE DES DIFFERENTES PHASES COMPORTEMENTALES OBSERVEES.

Nous avons déjà insisté au début de ce chapitre sur la spécialisation des deux sous-familles des *Tachydromiinae* et des *Hemerodromiinae*, aussi bien par leurs caractéristiques comportementales liées à la nutrition et la reproduction que par les exigences écologiques des larves. Il s'agit là d'exemples de liaison étroite entre l'écologie des larves et des imagos, la phase adulte, par sa brièveté et les limites étroites des déplacements normaux possibles ne provoquant pas une dispersion importante des espèces hors des biotopes fréquentés par les formes larvaires édaphiques ou aquatiques.

La plupart des autres sous-familles est encore trop peu connue pour que l'on donne une appréciation de l'importance des imagos sur la dispersion des larves. Il n'en est pas ainsi des *Empidinae* qui, bons voiliers, se déplacent en conséquence sur des distances beaucoup plus longues. L'un des facteurs de dissémination encore peu connu tient à leur régime alimentaire . Parmi les espèces les plus fréquentes dans notre région : les *Hilara* et les *Rhamphomyia (Megacyttarus crassirostris, Pararhamphomia tibiella, Pararhamphomia barbata etc..)* sont des prédateurs localisés à des biotopes aquatiques, alors que les *Empis (Pachymeria tessellata, Xanthempis stercorea, Kriptempis livida...)* sont floricoles et se dispersent d'une manière beaucoup plus large sur les prairies, les talus et les landes soit activement , soit passivement sous l'action du vent. Il est possible, en effet, d'en capturer dans des zones végétales dont le substrat n'a jamais révélé la présence de leurs larves.

Notre étude éthologique a montré en face de ces facteurs de dissémination des *Empididae*, un certain nombre de modalités du comportement qui provoquent un regroupement des individus dans diverses conditions liées aux caractéristiques microclimatiques mais qui dépendent bien sûr aussi de l'état interne de l'Insecte au moment de la pariade. La plupart des *Empidinae* forment un complexe éthologique bien individualisé groupant les trois genres : *Hilara, Rhamphomia* et *Empis*, chez qui la pariade comporte toujours mais sous des formes variables la transmission d'une "offrande" du mâle à la femelle . Cette offrande est considérée à juste titre depuis les premières observations comme une caractéristique éthologique de grande valeur phylogénétique commune à tous ces Insectes et accompagnée chez chacun d'eux par un cortège de comportements de vols en essaim ou non, de phases de repos et d'activités motrices mal connues pour la plupart bien qu'influencées par l'environnement et la spécialisation de chaque espèce.

L'éthologie d'espèces de l'un ou l'autre de ces trois genres apporte au niveau des séquences comportementales de recherche de la proie,des éléments de comparaison entièrement nouveaux : le comportement de chasse est le même chez tous les *Hilara*, prédateurs stricts, recueillant tous les Insectes ou objets de taille similaire, tombés à la surface de l'eau. Cette activité est importante car les *Hilara* sont emportés accidentellement par le courant et constituent une partie du drift de surface. Chez *Megacyttarus crassirostris*, également prédateur strict, d'après nos observations, le mâle et parfois la femelle capturent d'autres *Empididae* parmi lesquels plus spécialement *Hilara primula* et *Hilara maura* dont ils fréquentent les essaims,

(TREHEN, 1968) . Il s'agit là d'une spécialisation dans le comportement de capture d'une ou plusieurs espèces ; phénomène confirmé chez *Rhamphomyia nigrita* Zett. aux dépens de *Aedes impiger* Wall. et *Aedes vexanx* Meig. (DOWNES, 1970) mais aussi chez *Pachymeria femorata*, prédateur de *Bibionidae* (HAMM, 1909).

Il est plus difficile de définir le comportement de capture des *Empis*, dont la plupart des espèces sont floricoles et ne capturent qu'au moment de la pariade (1).

Il semble que chez les *Empis* (HAMM, 1905 ; TUOMIKOSKI, 1939 ; KESSEL, 1951) les séquences de la pariade soient beaucoup plus brèves et les groupements en essaims plus rares. On a reconnu chez ces espèces,depuis les premières observations (HAMM,1909),une coïncidence entre certaines conditions de luminosité et le déclenchement des comportements sexuels, annonçant là une influence du milieu sur les phénomènes observés.

La connaissance des facteurs microclimatiques nous a permi de mettre en évidence une relation étroite entre certains comportements et ces conditions externes, en particulier les "vols de dispersion" des mâles, et les "essaims orientés de femelles" chez *Megacyttarus crassirostris*. Tous ces types de vols existent chez les *Hilara* (TREHEN, 1968) et aussi chez d'autres *Rhamphomyia* (*Rhamphomyia nigrita, Rhamphomyia curvipes*). Il s'agit donc de comportements qui, bien que soumis à l'influence des facteurs du milieu, présentent une grande valeur sur le plan de l'éthologie comparée. C'est la raison pour laquelle il est important de noter leur disparition chez la plupart des espèces rattachées au genre *Empis*.

Ces essaims, dont nous avons montré qu'ils ne sont pas inclus dans les séquences obligatoires de la pariade, sont à notre avis une manifestation de l'activité motrice de ces Insectes, dans des conditions ne permettant pas le rapprochement des sexes.

---

(1) Nous avons pu observer le comportement de recherche de la proie de *Pachymeria tessellata* à la fin du mois de mai 1965. Le mâle adopte à ce moment un vol saccadé montant et descendant entre les herbes de la prairie. Ce vol de chasse se termine par la capture d'une proie ; l'insecte s'élève ensuite lentement à un ou deux mètres au-dessus du sol. A ce moment, une femelle précèdemment posée sur une fleur, rejoint le mâle et l'accouplement s'effectue en plein vol. Le couple formé disparaît alors hors du champ de vision. Tous les accouplements se produisent généralement en quelques minutes pendant une période très ensoleillée. HAMM (1905) a observé chez cette même espèce une séquence analogue dans la succession des phases principales (sans décrire le vol de chasse) ; cependant, les mâles ayant capturé une proie forment un essaim à plusieurs mètres de hauteur dans lequel les femelles pénètrent au moment de la pariade.

L'influence de ces phases comportementales sur la dynamique des populations larvaires se traduit par une concentration et un brassage des imagos au niveau des stations où se produisent les accouplements et la ponte qui leur succède.

Il est certain que la dissémination des imagos est beaucoup plus large après l'émergence chez les Insectes floricoles (*Xanthempis*, *Pachymeria*) que chez ceux qui demeurent localisés par leur origine alimentaire et leur comportement de prédation aux biotopes proches de l'eau libre.

Il apparaît enfin chez toutes les espèces observées, soit par nous soit par les auteurs cités, une localisation des stations où s'effectuent les comportements, dans des zones possédant des conditions particulières de luminosité, nécessitant un couvert angulaire important. Ces conditions sont réunies près des talus ou sur les rives des ruisseaux, c'est-à-dire à proximité des milieux édaphiques favorables au développement de leurs larves. Il suffit pour s'en persuader de comparer la carte des essaims orientés de femelles à Lassy (fig. 65) et les résultats d'extraction des larves de cette même station (fig. 55) . Il existe de même une concentration des essaims le long du ruisseau entre les deux étangs.

La mise en évidence d'une succession chronologique des espèces au niveau d'un essaim est d'importance, car elle permet de mieux comprendre la présence simultanée d'un grand nombre d'espèces d'*Hilara* en un même milieu .

S'il nous est permis, d'après les résultats numériques et l'homologie entre les successions spécifiques retrouvées d'une année sur l'autre , d'affirmer l'existence d'une régulation assez précise des populations dans les essaims composés de mâles et de femelles en pariades, il est encore difficile d'envisager une explication de ce phénomène. Il s'agit sans doute d'un équilibre entre l'influence d'un rythme interne propre à toutes les espèces et une réaction différente échelonnée d'une espèce à l'autre aux variations journalières de température et d'hygrométrie. L'ajustement entre les fréquences maximales des mâles et des femelles d'une même espèce, permet de supposer l'existence d'une interaction sexuelle dont le mécanisme visuel ou olfactif reste encore à trouver.

La mise en évidence d'un éventail très large des réactions motrices aux conditions du milieu, est à la mesure d'adaptations multiples en relation avec un régime alimentaire très varié et avec l'existence d'échanges importants entre populations voisines. Tout cet ensemble crée, en définitive ,

dans la sous-famille des *Empidinae*, une multitude de possibilités d'adaptations anatomiques et biologiques qui n'existent pas chez les *Tachydromiinae* et les *Hemerodromiinae* plus strictement localisés entre des limites étroites de conditions du milieu.

CONCLUSION GENERALE.

La méthode éco-éthologique d'approche nous a permis de mettre en évidence la multiplicité des facteurs internes et externes, morphologiques, écophysiologiques, éthologiques etc... qui agissent sur la structure et la dynamique des populations diptérologiques à larves édaphiques . Tous ces éléments, par un subtil équilibre entre les caractéristiques biologiques de l'espèce et leur ajustement avec les variations cycliques de certains facteurs du milieu environnant, sont nécessaires à la compréhension des mécanismes généraux accompagnant les phénomènes de spéciation. C'est pourquoi, en accord avec LEVINS (1968) il nous paraît utile de considérer la définition de l'espèce d'un point de vue évolutif, au niveau de sa niche écologique, c'est-à-dire au niveau des interrelations multiples entre les facteurs externes et les individus des populations, à chaque stade de leur développement.

Ainsi, l'activité de vol des adultes se révèle, chez les *Empidinae*, comme très sensible aux variations de température et d'hygrométrie . Cette activité est, d'après nos résultats, généralement plus faible chez les espèces floricoles du genre *Empis*, que chez les espèces prédatrices strictes (*Hilara*, *Megacyttarus*). Divers types de vols (vol de dispersion des mâles et vol orienté de femelles) possèdent une signification biologique qui n'est pas totalement élucidée ; cependant le rapprochement avec les vols de dispersion des Odonates ou de certains Lépidoptères peut faire penser à un rôle de maturation sexuelle.

De toute façon, la localisation spatiale des essaims orientés de femelles de *Hilara* et de *Megacyttarus crassirostris* dépend de facteurs externes différents de ceux qui ont engendré le vol : topographie, repères optiques, conditions microclimatiques. Contrairement à la spécificité des " Swarm-markers" des Nématocères, un même repère peut localiser le vol de

diverses espèces d'*Hilara*, mais la compétition interspécifique est évitée par la succession chronologique des activités de chaque espèce dans un même essaim. L'existence de périodes maximales d'activité de vol a également été montrée chez les Diptères *Culicidae* (CORBET,1966).

Chez tous les *Empidinae*, un comportement très spécial, l'offrande, sert de déclencheur dans les parades sexuelles. Suivant les espèces, quelques variantes assurent une séparation efficace au niveau des activités de vol en essaim, des phases nutritionnelles ou de la capture des proies.(fig. 79).

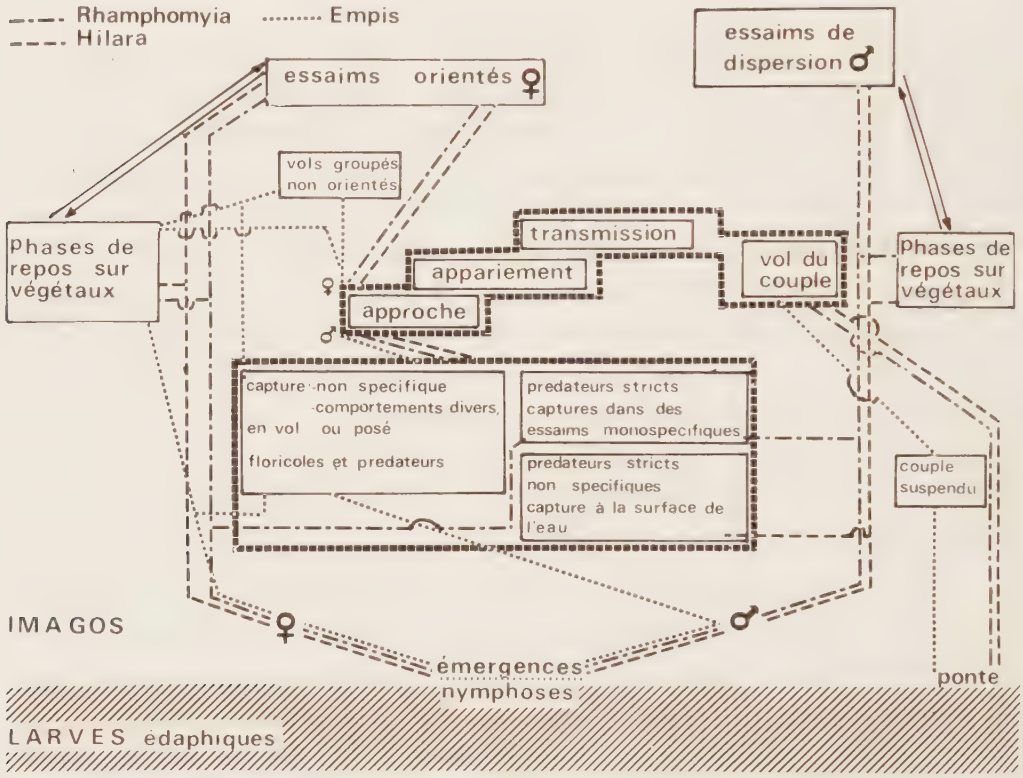


Fig. 79 - Représentation schématique comparée des différentes phases d'activité reconnues chez les *Empidinae*.

Cette grande susceptibilité aux conditions du milieu extérieur, de la plupart des comportements liés à la pariade, assure, chez les *Empidinae*, la possibilité d'établir et de maintenir la stabilité spécifique. Cette influence combinée des facteurs externes et des caractéristiques propres à chaque espèce entraîne une dispersion puis une concentration des

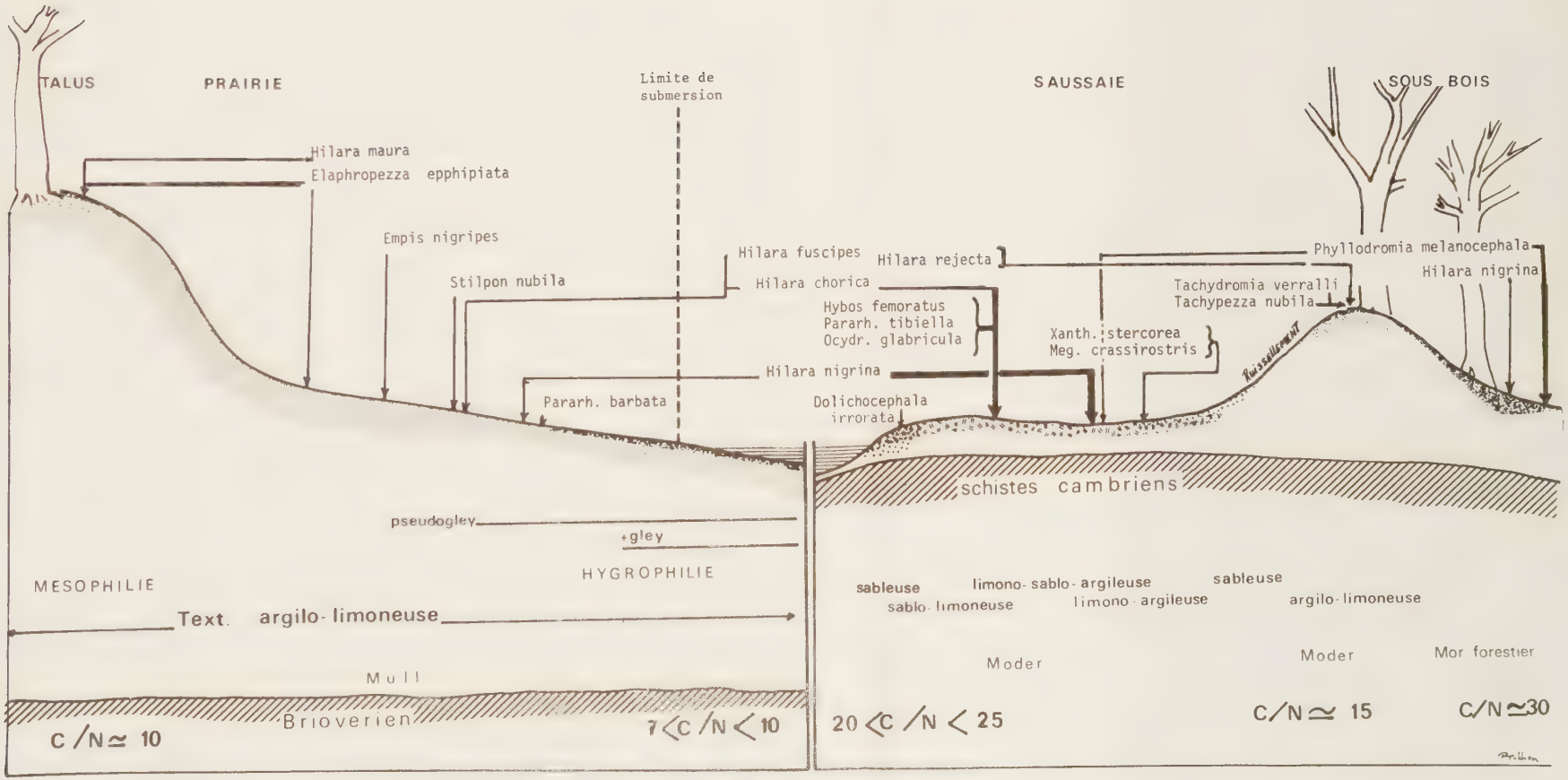
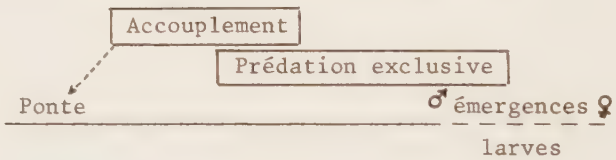


Fig. 80 - Schéma récapitulatif de la zonation larvaire des Diptères *Empididae* dans les deux séries prospectées.

Cette liaison avec l'eau est très nette encore chez les nymphes qui, pour la plupart des espèces, ne peuvent donner un imago que dans le cas où l'énergie de rétention du sol est comprise entre pF 2,85 et 3 . Sans doute faut-il chercher l'explication de cette constatation dans le fait que les dispositifs adaptatifs liés à une respiration dans les milieux mouillés sont absents à ce stade, opposant ainsi les *Empididae* aux *Dolichopodidae*, dont les stigmates prothoraciques sont très modifiés (HINTON, 1968). Dans l'état actuel de nos connaissances des *Empididae*, les seules espèces possédant des structures stigmatiques adaptées à la respiration aquatique appartiennent aux *Hemerodromiinae (Atalantinae)*.

La valeur taxinomique des critères écoéthologiques ressort encore davantage lorsque l'on compare,aux observations sur les *Empidinae*, nos connaissances des *Tachydromiinae*. Les espèces de cette dernière famille, exigent pour le déroulement complet de leur cycle, un ensemble de conditions se trouvant réunies dans un espace restreint. Ainsi, les larves édaphiques de *Tachydromia verralli* se développent, si on en juge d'après les résultats des émergences des imagos, dans certains humus produits par la litière de feuillus. Leurs imagos (KOVALEV, 1966) se nourrissent et effectuent l'ensemble des comportements liés à la reproduction sur l'écorce du même arbre. Il n'existe, d'après l'auteur, dans cette séquence de comportement, aucune phase obligatoire en vol ; on peut donc penser que la dispersion des adultes est relativement beaucoup moins importante que chez les *Empidinae*.



Le recours aux caractères morphologiques et anatomiques nous a permis de retrouver chez les larves et les imagos une diversité dont nous sommes tenté de souligner le parallèlisme avec la diversité de nos observations éco-éthologiques.

Les larves présentent plusieurs types morphologiques et anatomiques laissant apparaître une parenté entre *Empis* et *Rhamphomyia* (métapneustiques) alors que le type *Hilara* en diffère notablement (amphipneustique) . La diversité morphologique et anatomique constatée chez les larves s'oppose à l'uniformité des formes nymphales liées,comme nous l'avons déjà souligné, à des

conditions hydriques du sol beaucoup plus étroites. Tous les caractères anatomiques décrits montrent de manière nette une spécialisation de plus en plus marquée à partir des espèces du genre *Rhamphomia* vers les espèces du genre *Empis* : - différenciation des sclérites labiaux armés, réduction des soies péristigmatiques postérieures, complexité de la chambre péristigmatique . Cette spécialisation sensible des structures larvaires des *Empidinae* se trouve vérifiée par l'étude anatomique et fonctionnelle des genitalia. Il existe,en effet,chez *Megacyttarus* , *Xanthempis stercorea* et *Kriptempis livida* , une réduction de l'hypandrium au profit de l'épandrium . Toutes les espèces d'*Hilara* sont pourvues de genitalia plus complets par suite de la présence des paramères et du muscle euphallique transverse.

Cette spécialisation se trouve enfin vérifiée par l'éthologie des imagos ; elle se traduit par une plus grande diversité dans les comportements de capture chez les espèces autres que les *Hilara*, ainsi que par une diminution progressive des vols en essaims aussi bien chez les mâles que chez les femelles des espèces partiellement floricoles. Ceci est très caractéristique chez *Kriptempis livida* dont les femelles ne s'envolent qu'au moment ou apparaît un mâle et sa proie.

Bien que nous n'ayons examiné qu'un très petit nombre d'espèces comparativement à l'importance de la sous-famille, il semble que pour compléter le tableau phylétique de BAHRMANN (1960), il soit possible de séparer très tôt le groupe des *Hilara* au sein des *Empidinae*. Les différentes espèces réunies dans les autres genres constituent un ensemble disparate au sein duquel *Xanthempis stercorea* et *Kriptempis livida* représentent les formes les plus spécialisées. (fig. 81).

Notre étude a permis de trouver en *Phyllodromia melanocephala* ,le seul exemple de larve édaphique connu chez les *Hemerodromiinae* . Il s'agit aussi d'un type larvaire particulier qui, contrairement à toutes les larves connues de cette sous-famille, est dépourvu de pseudopodes abdominaux armés. Cette larve montre enfin des affinités anatomiques avec les *Empidinae* au niveau des structures céphaliques sclérifiées, confirmant ainsi les conclusions de BAHRMANN sur une origine commune possible entre les *Empidinae* et les *Hemerodromiinae*.

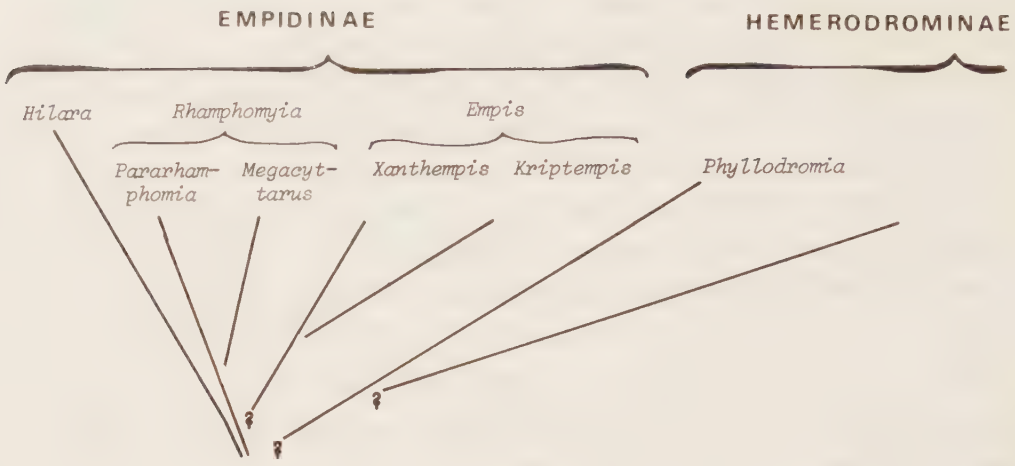


Fig. 81 - Proposition d'une filiation à l'intérieur des *Empidinae*.

Aux caractères énumérés ci-dessus, il faut ajouter l'anatomie nerveuse alaire remarquable par la stabilité du plan d'organisation chez toutes les espèces étudiées.

La costalisation prononcée et aussi la disposition des groupes radiaux 1 et 2 de sensilles campaniformes annoncent une spécialisation marquée (RODENDORF, 1946) . D'autres caractères tels que la disposition des sensilles trichoïdes à caractères de *chaetica* ou la répartition des sensilles du troisième groupe radial, indiquent la place sans doute à part des *Empididae* et par conséquent des *Dolichopodidae*, au sein des Orthorrhaphes.

Au terme de cette étude et en considérant les nombreux travaux préexistants, nous pouvons dire que les Diptères *Empididae* constituent un exemple remarquable de diversité aussi bien morphologique que biologique . Il n'est pas certain que toutes ces espèces jouent un rôle prépondérant dans l'équilibre biologique des écosystèmes dont ils font partie, cependant qu'il s'agisse des espèces floricoles, ou prédatrices, leur importance ne doit pas être méconnue comme Insectes pollinisateurs ou destructeurs de phytophages.

METHODES ET TECHNIQUES

I Mise en évidence des nerfs alaires.

II Mise en évidence de la trachéation larvaire.

a - Méthode au sulfure de Cobalt (WIGGLESWORTH, 1950)

b - Méthode AGRAWAL et PANDEY (1960)

III Extraction de la faune

a - Méthode par lavages successifs.

b - Méthode de TULLGRENN.

IV - Méthodes d'élevages.

a - Les larves

b - Les nymphes.

V - Détermination de l'état hydrique du sol.

I - MISE EN EVIDENCE DES NERFS ALAIRES.

Nous avons utilisé la technique au bleu de méthylène, voisine de celle mise au point par ERLICH (1885) et reprise avec succès chez les Insectes (RICHARD,1950 ; LEFEUVRE, 1969).

Le bleu de méthylène est injecté dans l'aile des Insectes vivants au moyen d'une canule en verre, effilée à la flamme. Cette canule,reliée par un tube de nylon à une seringue de Pravaz, est introduite dans le thorax, au niveau du contact entre les pleures et le tergum. La coloration est obtenue au bout de 20 à 30 minutes. Il est nécessaire de ne procéder à une fixation,par injection d'une solution aqueuse saturée de molybdate d'ammonium, qu'après avoir constaté au microscope la coloration des trajets nerveux . L'Insecte est ensuite plongé pendant 24 heures dans cette même solution, à une température de 4° C environ.

Après lavage abondant dans un courant d'eau, on déshydrate brutalement en passant les organes alaires disséqués dans l'alcool absolu additionné de sulfate de cuivre préalablement calciné. Le passage ultérieur dans un bain de toluène permet d'éclaircir les préparations avant d'effectuer un montage sur lame au baume du Canada.

II - MISE EN EVIDENCE DE LA TRACHEATION LARVAIRE.

a - Méthode au sulfure de Cobalt (WIGGLESWORTH, 1950).

Cette méthode s'applique difficilement aux larves de très petite taille. Le passage dans un bain de pétrole rend les trachées cassantes et une dissection très délicate.

b - Méthode Agrawal et Pandey (1960).

Cette méthode permet d'effectuer un montage tout en maintenant la larve en extension. L'éclaircissement est obtenu en plaçant la larve vivante, pendant 30 minutes, dans une solution de Soudan III dans l'alcool à 70°

additionné de quelques gouttes d'acide chlorhydrique et de glycérine.

Le montage et la révélation des trajets trachéens se fait sur lame dans le milieu de Lectochloral-Berlèse, auquel on ajoute au moment de l'emploi quelques gouttes d'acide acétique et d'acide lactique. La larve est placée sur une lame dans une goutte de ce milieu ; on chauffe légèrement sur une flamme douce sans atteindre l'ébulition; au bout de quelques minutes les trachées apparaissent très nettement dans leurs détails les plus fins. Si le chauffage est trop intense, elles disparaissent à nouveau de manière irréversible. Les préparations ne se conservent pas indéfiniment, quatre à cinq jours au maximum; de plus les organes internes, tube digestif système nerveux central, disques imaginaux, ne sont visibles que pendant les premières heures . Ce laps de temps passé, les trachées, encore très nettes, sont les seules structures visibles de la larve devenue uniformément transparente.

c - Une troisième méthode consiste tout simplement à monter les larves vivantes dans la glycérine ; dans ce cas, l'observation ne dure que quelques heures.

Pour remédier à la durée parfois trop faible des montages, des photographies ont été effectuées au microscope.

III - EXTRACTION DE LA FAUNE.

Deux principes d'extraction ont été suivies :

a - Méthode par lavages successifs.

Inspirée de la technique de DALMASSO (1966) pour l'extraction des Nématodes du sol (TREHEN,1966), cette méthode consiste à éliminer,lors d'une première opération, les particules les plus fines des sols (argiles et limons fins) au travers d'un tamis de mailles de 150 µ de largeur (fig. 82). La mise en suspension de ces particules est obtenue à l'aide d'un agitateur,et l'écoulement par le trop plein du récipient est provoqué par un faible courant d'eau du robinet. Tous les éléments dont le diamètre est inférieur à 150 µ passent au travers du tamis,et les larves sont au contraire retenues. Le réglage du débit du robinet doit être fait de manière à ne pas entraîner les sables grossiers et, en effet, le tri du tamis est d'autant plus aisé s'il n'est pas encombré de ces particules. Les opérations de tri sont accélérées en disposant de deux tamis ; on effectue le

tri dans l'un pendant que le deuxième est placé sous le trop plein. Plusieurs essais montrent qu'au bout de trois heures, toutes les larves ont été recueillies sur les tamis, à partir d'un échantillon de 400 grammes de terre.

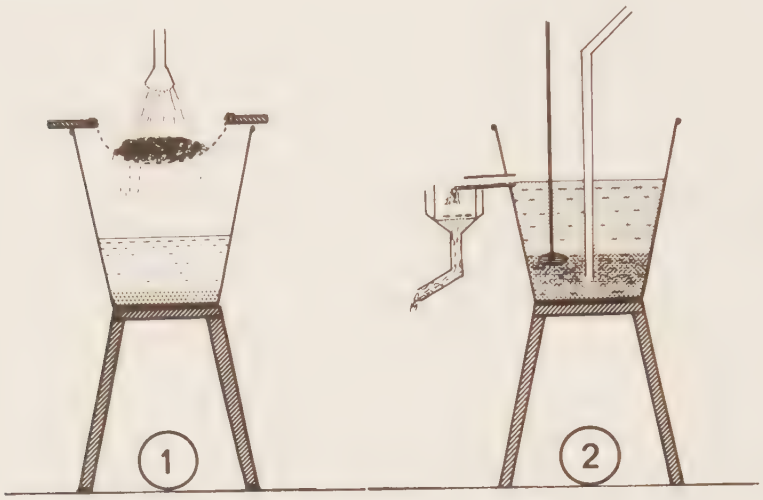


Fig. 82 - Schéma des opérations de lavages successifs.

Cette méthode est d'un bon rendement; cependant, nous ne l'avons utilisée que pour vérifier les résultats de la seconde méthode, car elle est très lente et permet d'examen d'un nombre très faible d'échantillons.

b - Méthode de Tullgrenn.

Cette méthode dérive du principe du Berlèse (1905), et utilise les réactions de "fuite" des micro-arthropodes du sol à certaines modifications de l'état hydrique ou de la température du substrat.

Les travaux de VANNIER (1969) ont montré, de manière très précise, la nature des réactions de quelques espèces de Collemboles à ces variations. L'auteur constate, à la suite d'une activité ambulatoire normale, une réaction de fuite qui, pour chaque espèce, correspond à une valeur caractéristique du " degré de siccité " du substrat.

Nous avons reconstitué au laboratoire, un appareil inspiré directement de celui de VANNIER (fig. 83). Il se compose de deux enceintes superposées; le plafond de chacune est parcouru par deux résistances de 400 W.

placées dans un tube de verre pyrex de 5 mm de diamètre. Un thermostat (Danfoss R.T. 101) permet de maintenir une température constante dans chacune des enceintes. Le plancher de chacune d'elles est percé de 26 orifices dans lesquels sont logés des entonnoirs de zinc de 18 cm de diamètre supérieur et 2,5 cm de diamètre inférieur pour une hauteur de 25 cm . A l'intérieur de chacun d'eux, un grillage de maille carrée de 5 mm permet de retenir les échantillons de sol.

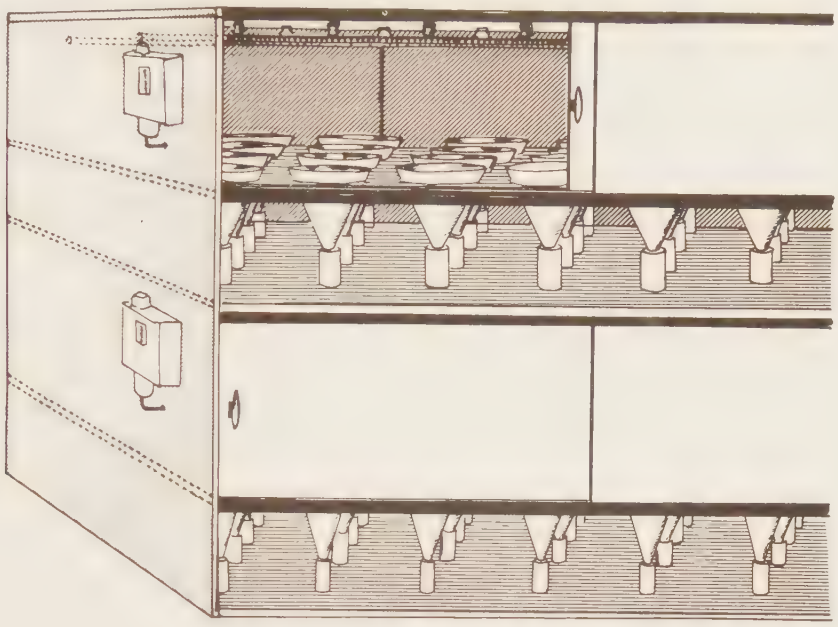


Fig. 83 - Appareil construit au laboratoire et utilisé dans la recherche des larves édaphiques.

Ces échantillons sont placés de telle façon qu'ils ne touchent pas les parois de l'entonnoir. L'extrémité inférieure des entonnoirs est placée au-dessus de petits récipients cylindriques de 5 cm de diamètre sur 12 cm de hauteur,à demi-pleins d'eau. L'expérience montre que ces larves, entraînées sur les parois abruptes de l'entonnoir, tombent dans l'eau et ne flottent pas Elles sont alors incapables de s'évader du récipient et peuvent être récupérées vivantes à condition d'effectuer un tri chaque jour, en ayant soin de prélever les Lombricides plusieurs fois par jour au fur et à mesure qu'ils tombent dans ces récipients.

L'ensemble de notre appareil est situé dans une chambre à température constante réglée à 16° C pour une hygrométrie de 75 % $\pm$ 5 .

La température optimale pour l'extraction des larves est voisine de 42°; elle est inférieure à la température déterminée par DEB et RAYCHAUDHURI pour d'autres groupes d'Insectes (Collemboles, Hyménoptères, Coléoptères). Les réactions des larves de Diptères à la dessication des sols nous permettra de mieux comprendre ces différences entre les températures optimales d'extraction.

Chaque série comprend donc 52 prélèvements maintenus 6 jours dans l'extracteur ; passé ce temps, les chances de recueillir quelques larves sont négligeables . Nous avons constaté que les larves de plus grande taille (Tabanides, Rhagionides, Limnobiides et les larves d'Empidides : *Megacyttarus crassirostris, Kriptempis livida, Xanthempis stercorea)* sont recueillies, pour le plus grand nombre d'entre elles, pendant les deux premiers jours d'extraction, alors que les larves les plus petites (*Hilara* et *Phyllodromia melanocephala*) tombent encore dans les récipients, les troisième et quatrième jours.

La comparaison des résultats obtenus dans ces conditions par la méthode des lavages successifs et le principe du Berlèse ne met pas en évidence de très grandes différences, ce qui nous permet d'espèrer une estimation assez juste de la forme de répartition des larves dans les différents biotopes (TREHEN,1968).

IV - METHODES D'ELEVAGES.

a - Les larves :

Les larves recueillies, sont placées individuellement dans des bacs d'élevage. Les formes indéterminées sont mesurées et décrites avec autant de précision que possible. Nous avons élevé toutes nos larves dans des boites à pesée, à couvercle rôdé, de forme basse, de 5 cm de diamètre sur 3 de hauteur. Le meilleur substrat est le terreau dont elles sont extraites. Afin d'éviter le développement de champignons, cet humus est recouvert de Mousses ou d'Hépatiques ; dans ces conditions, si on prend soin de ne jamais ajouter d'eau, il n'est pas nécessaire de changer le milieu plus d'une fois chaque semaine.

Remarque : Plusieurs essais de milieux synthétiques ont toujours donné des résultats négatifs. L'un d'entre eux doit être cité car les observations recueillies entraînent quelques remarques. La technique d'élevage des Nématodes (SPRINGETT,1964) a été adaptée à nos larves : le milieu est constitué de gélose en solution à 2 % dans le surnageant d'une suspension d'humus dans l'eau distillée. Après un trempage de deux heures, on chauffe le mélange jusqu'à 70° environ. Le milieu encore liquide est placé dans des boîtes de pétri où il prend en masse en se refroidissant. Il faut, avant d'y placer les larves, découper la gélose à l'aide d'un scalpel et laisser quelques jours à l'air libre. Les larves se déplacent et se nourrissent très bien dans ce milieu. Leur nourriture est composée d'Enchytraeides recueillis dans les berlèses.

Malgré ces apparences favorables, aucune nymphose n'a jamais été obtenue; par exemple, une larve de *Megacyttarus crassirostris* mise en élevage le 15 décembre 1967 est morte le 6 juillet 1968 sans s'être nymphosée. Pendant ce temps, 6 adultes de la même espèce ont été obtenus à partir d'élevage dans l'humus. Au moment où cette larve est morte, elle présentait une forte mélanisation et le tégument nymphal apparaissait par transparence sans que la forme générale n'annonce , comme c'est toujours le cas, l'imminence d'une nymphose.

b - Les nymphes :

Un certain nombre de modifications de leur comportement et de leur aspect extérieur permet : de prévoir quelques jours à l'avance (généralement 3 jours) la nymphose des larves d'Empidides. Elles perdent tout d'abord leur transparence et prennent une teinte laiteuse; le tégument se gonfle et les différents segments prennent l'aspect de petits tonnelets. Ces larves ne sont plus capables de progresser dans le substrat, les seuls mouvements encore encore observables sont un balancement des premiers segments du corps. Cette manifestation de leur activité tasse la terre et forme en quelques heures une logette.

Chez quelques espèces dont *Xanthempis trigamma*, une sécrétion salivaire vient tapisser la paroi intérieure de la logette, mais elle n'est jamais aussi apparente que chez les larves de Dolichopodides. Ces logettes ont été observées chez toutes les larves d'*Empidinae*, par contre, aucune n'a jamais été construite par *Phyllodromia melanocephala*. Il semble que ce comportement soit un moyen de résistance contre les modifications du milieu extérieur, en effet, les nymphes au tégument très fragile ne supportent ni l'immersion ni la dessication. Notre hypothèse est confirmée par le comportement des larves placées dans des conditions défavorables (photo 4).

Nous avons observé la construction de logettes en dehors de la période de nymphose, sur des larves de *Hilara nigrina*, placées dans un sol séché à l'air. Elles cessent de se déplacer et le balancement de la partie antérieure du corps aboutit rapidement à la construction d'une logette dans laquelle on les trouve logées. Elles peuvent résister plus de quinze jours dans ces conditions alors qu'une larve laissée à l'air libre se déshydrate en deux heures et meurt très rapidement.

Photo 4
Nymphe de *Kriptempis livida* et sa logette nymphale.
(mai 1969)

Dans ces conditions, nous pouvons penser que, contrairement aux autres microarthropodes du sol (Collemboles et Acariens) , il n'y aurait pas une réaction de fuite des larves d'Empidides. Chez les larves d'Empidides, il faut distinguer l'action de la dessication qui entraîne une *diminution de l'activité ambulatoire et la formation d'une logette de résistance*. La fuite est provoquée par l'augmentation de la température ; en effet, les larves emprisonnées dans un sol désséché ne parviennent pas à s'en échapper; c'est pourquoi, il est nécessaire d'humidifier les échantillons prélevés dans des biotopes trop secs si on veut obtenir des résultats satisfaisants. Ces observations nous permettent de comprendre la nécessité d'utiliser des températures aussi élevées dans l'enceinte chauffée de notre appareil de Berlèse . Une dessication progressive donne, à une grande proportion des larves, la possibilité de s'enkyster contrairement à une action plus brutale.

La nymphe est généralement trouvée orientée verticalement, tête en haut, et l'exuvie larvaire à l'extrémité postérieure de la logette. Elle est capable de déplacements à l'intérieur de son habitacle grâce à la mobilité de ses segments abdominaux. Sortie de sa loge, ces mouvements s'accélèrent, ils cessent dès qu'elle parvient à se glisser dans un interstice du sol. Les soies souvent très longues,dispersées sur le thorax et l'abdomen jouent certainement un rôle thigmotactique très important; il suffit de les stimuler à l'aide d'une aiguille pour que les mouvements reprennent aussitôt. Ces mouvements sont beaucoup plus amples et fréquents que ceux des Dolichopodides élevés au laboratoire.

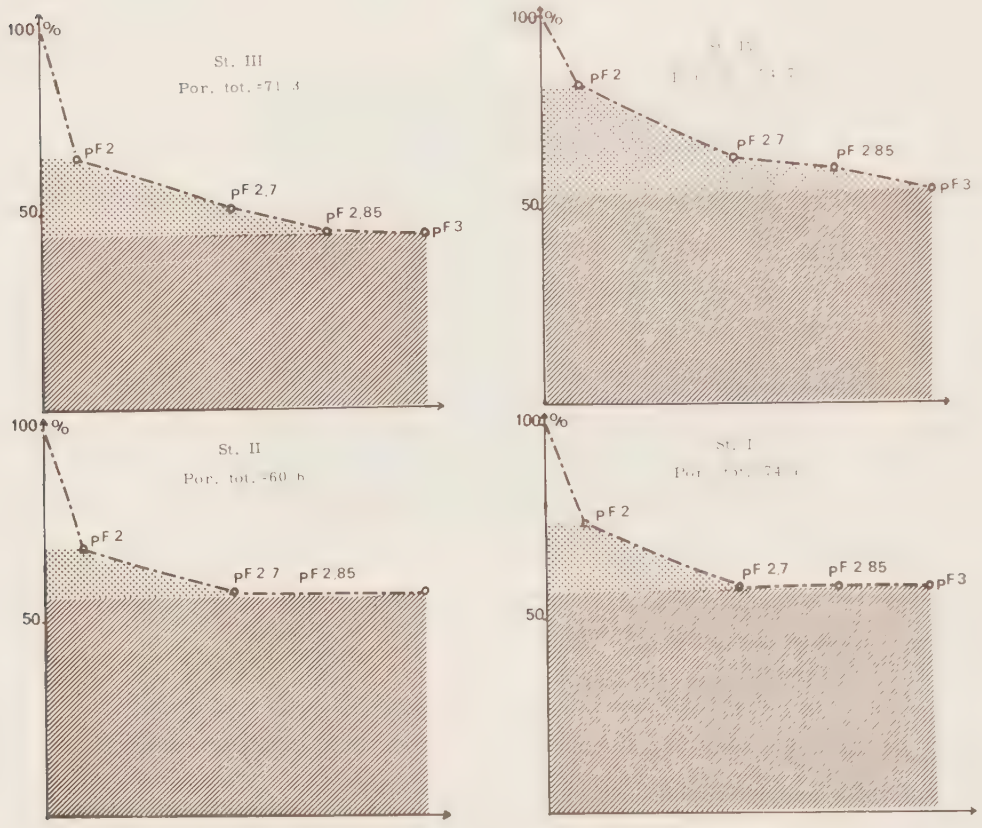
V - DETERMINATION DE L'ETAT HYDRIQUE DU SOL.

On sait depuis longtemps, que l'estimation de la teneur en eau du sol par l'expression du rapport du poids frais sur le poids sec, n'a qu'une valeur relative qui n'apporte par elle-même aucun renseignement écologique précis. Les travaux de VANNIER (1967 - 1969) ont montré de manière remarquable l'intérêt de rendre compte de l'état hydrique du sol par la force qu'il faut exercer sur la matière solide pour atteindre le taux d'humidité désiré. Cette "énergie de rétention" de l'eau du sol est exprimée par le pF, dont les valeurs sont égales au logarithme décimal de la valeur de cette pression exprimée en gramme par cm2.

Le caractère hydromorphe de la plupart des milieux prospectés, nous a permis de caractériser nos sols par des courbes de pF de références obtenues à partir de l'extraction de l'eau sur une presse à plaques poreuses , (fig. 84) . Pour chaque station, nous avons déterminé, sur 40 échantillons, la valeur de la porosité totale, puis la teneur en eau correspondant à 100 g de pression (pF = 2) ; 500 g (pF = 2,7) ; 750 g (pF = 2,85 ; 1000 g (pF = 3).

Les figures 84 montrent que ces courbes, assez semblables dans les sols sablo-limoneux, sont différentes dès que la teneur en argile augmente. Il se produit en effet, une chute brutale de la teneur en eau à 100 g dans les premiers (St.I , St. II), contrairement à ce qui est observé dans les seconds (St. IV).

La détermination des variations saisonnières de la teneur en eau s'effectue ensuite tout au long de l'année, à partir de mesures pondérales effectuées sur des échantillons prélevés, régulièrement, chaque mois.



La détermination de le teneur en eau de l'échantillon donne une valeur qui peut être traduite en valeur de pF, en la reportant sur la courbe de référence.

BIBLIOGRAPHIE

AGRAWAL N.S. et PANDEY N.D.
1960 - A method for tracing the complete tracheal system in *Agromyzid larvae*. *Curr. Sci.*, India , 29 , n°8, pp. 311.

ALDRICH J.M. et TURLEY L.A.
1899 - A balloon making fly. *Am. Naturalist*, 33, pp. 809-812.

ALEKSEEV N.K.
1969 - Activité photoréceptrice et photocinétique des ailes des Insectes. *Zhurnal obshch. Biol.*, 30, n°3, pp. 292-303.

ALEXANDRE E.
1970 - Contribution à l'étude de la morphologie, de l'écologie et du cycle des Diptères Rhagionides. Thèse de 3ème cycle - Spécialité Biologie animale RENNES,pp. 1-100.

ALLEN A.A.
1965 - *Rhamphomyia atra* Mg (Dipt. *Empididae)* : a further Kent record. *Entomol. Mag.*, G.B., 101, n°12, pp. 11-13.

ANGLADE P.
1969 - Premières observations de déplacements orientés de Noctuelles et de Sphingides dans une haute vallée pyrénéenne par recapture d'Insectes marqués. *Bull. Soc. Entomol.*, Fr., 74 n° 3-4, pp. 59-63.

ANTHON H.
1943 - Der Kopfau der Larven. *Spilia Zool. Mus. Haun.*, 3 pp. 1-61.

ATLAVINITE O.P. et STRAZDENE V.M.
1965 - Les espèces et le nombre des larves d'Insectes vivant dans les sol sous diverses cultures situées sur le versant d'une colline. *Liet. TSR, Mosklu Akad. Darbai, C*, n° 3, pp. 89-95.

AUBERT J., GOELDLIN P. et LYON J.P.
1969 - Essais de marquage et de reprise d'Insectes migrateurs en automne 1968. *Bull. Soc. Entomol.*, Suisse, 42 n° 1-2, pp. 140-166.

BAHRMANN R.
1960 - Vergleichend-morphologische Untersuchungen der männlichen Kopulations organe bei Empididen (*Diptera)*. *Beitr. Ent., Dtsch.*, 10 n° 5-6, pp. 485-540,

BAHRMANN R.
1966 - Das Hypopygium von *Dolichopus* Lat. unter besonderer Berücktigung der Muskulatur und der Torsion. (*Diptera : Dolichopodidae*). *Beitr. Ent.*, Berlin, 16 n° 1-2, pp. 1-256.

BAKER S. (de)
1952 - Techniques d'étude des microclimats en écologie terrestre. *Année Biologique.*, 28 pp. 297-307.

BAKRI G.
1959 - Uber die Vorzugstemperatur und Vorzugsfeuchtigkeit der Larven der drei *Calliphora* Arten, *erythrocephala* Mg. , *vomitoria* Mg. und *uralensis* Villan (*Diptera, Calliphoridae)*. *Z. ang. Zool.*, Berlin, 46 pp. 495-511.

BAVER L.D.
1961 - Soil physics. John Wiley et S. New York, 3è édition, 745 pages, tabl., fig..

BAY D.E., PITTS C.M. et WARD G.
1969 - Influence of moisture content of bovine feces on oviposition and developpement of the face fly. *J. Econ. Entomol.*, U.S.A., 62 n°1, pp. 41-44.

BECK S.D.
1963 - Physiology and ecology of photoperiodism. *Bull. Entomol. Soc. Amer.*, 9 n° 1, pp. 8-16.

BECKER R.
1910 - Zur Kenntnis der Mundteille und des Kopfes der Dipteren larven. *Zool. Jahrb., Anat. Ontog.*, 29 n°2, pp. 282-312.

BELING TH.
1882 - Beitrag zur Metamorphose zweiflügeliger Insekten aus den Familien *Tabanidae, Leptidae, Asilidae, Empididae, Dolichopodidae, Syrphidae*. *Arch. Nature.*, 48 , pp. 187-240.

BELING TH.
1888 - Beitrag zur Metamorphose einiger zweiflügeliger Insekten aus den Familien *Tabanidae, Empididae* und *Syrphidae*.
Verh. Zool. Bot. Gesell. Wien, 38,pp. 1-4.

BERTRU G.
1967 - Contribution à une étude biochimique des associations végétales des berges d'étangs.
Bull. Soc. Sc., Bretagne, 42., *pp.* 235-239.

BISCHOFF W.
1924 - Uber die Kopfbildung der Dipterrenlarven. III. Die Köpfe der *Orthorrhapha - Brachycera* - larven.
Arch. Naturgesch., Abt. A, 90 pp. 1-105.

BISHOP J.E. et HYNES H.B.N.
1969 - Down-stream drift of the invertebrate fauna in a stream ecosystem.
Arch. Hydrobiol. Dtsch., 66 n° 1, pp. 56-90.

BLACK C.A., EVANS D.D.et WHITE J.L.
1965 - Methods of Soil analysis.
Amer. Soc. Agron., série Agron., n° 9,770 pages. Madison Wisconsin U.S.A..

BLICKLE R.L.
1959 - Observations on the hovering and mating of *Tabanus bishoppi* Stone (*Diptera, Tabanidae*
Ann. Ent. Soc. Amer., Washington, 52 pp. 183-190.

BONNET
1964 - Le peuplement thécamoebien des sols.
Rev. Ecol. Biol. sol, 1 fasc. 2, pp. 123-408.

BOSHKO G.V.
1968 - Ecologie de *Chrysops italicus (Diptera-Tabanidae)*.
Vest. Zool., U.S.S.R., 2 n°3, pp. 37-43.

BOTNARIUC N. et ALBU P.
1968 - Certains problèmes concernant l''étude des populations chez les Chironomides.
Ann. Zool. Fenn., 5 n°1, pp. 22-26.

BOURLIERE F. LAMOTTE M.
1962 - Les concepts fondamentaux de la synécologie quantitative.
La Terre et la Vie. 4 pp. 329-350.

BRACKEN G.K. et THORSTEINSON A.J.
1965 - The orientation behaviour of horse flies and deer flies (*Tabanidae : Diptera*), IV : The influence of some physical modifications of visual decoys on orientation of horse flies.
Ent. Exp. Appl., Pays-Bas, 8 n°4, pp. 314-318.

BRAESTRUP F.W.
1968 - Evolution der Wirbeltiere. Okologische und ethologische Gesichtpunkte.
Zool. Anz., 181, n° 1-2, pp. 1-22.

BRATT KNUTSON
1969 - Biology of *Pherbellia (Diptera : Scyomyzidae)*. Cornell Experiment Station. Mémoir 404, pp. 1-246.

BRAUNS A.
1953 - Die Typen der Stigmenverteilung bei terricolen Dipteren Larven.
Zool. Anz., 150, n°7-8, pp. 171-178.

1954 - Terricole Dipteren Larven. - Puppen terricoler Dipteren Larven.
Musterschmid Wissenschaftlicher Verlag, Berlin.

BRINDLE A.
1967 - The larvae and Pupae of the British *Cylindrotominae* and *Limoniinae (Diptera,Tipulidae)*
Trans. Soc. British Ent., 17, n°7, pp. 151-216.

BROCHER F.
1909 - Métamorphoses de *Hemerodromia praecatoria*.
1911 *Fall. Ann. Biol. Lacustre*, 4 pp. 44-45.

BROSSET A.
1969 - Rôle du comportement dans l'évolution des espèces.
Bull. Soc. Zool., Fr., 94 n°4, pp. 527-534.

BROWN J.L.
1964 - Goals and terminology in ethological motivation research.
Anim. Behavior, B.G., 16 n°4, pp. 538-541.

BROWN R.G.B.
1965 - Courtship behaviour in the *Drosophila obscura* group II. Comparative studies.
Behaviour, Netherl., 25 n°3-4, pp. 281-323.

BUCKMAN H.O. et BRADY N.C.
1960 - The Nature and Properties of Soils. The Macmillan Company. Intercontinental ed. Inc. New-York ; traduit : Les éditions d'organisations. Paris. 499 pages.

BUNTT E.T.
1936 - A description of a new type of larval respiratory organ in *Atrichopogon anfasciatus* Kieffer (*Diptera : Ceratopogonidae*).
Proc. Ent. Soc. London., 11.

BYERS G.W.
1969 - Evolution of wing reduction in crane flies (*Diptera : Tipulidae*).
Evolution U.S.A., 23, n°2, pp. 346-354.

CANCELA da FONSECA J.P.
1965 - L'outil statistique en biologie du sol. II. Régression linéaire. Corrélation.
Rev. Biol. Ecol. du Sol., France, 2 n°4, pp. 475-488.

1966 - Théorie de l'information et diversité spécifique.
Bull. Mus. Nation. Hist. nat., Fr., 38, n°6, pp. 961-968.

CARAYON M.J.
1964 - Un cas d'offrande nuptiale chez les Hétéroptères.
C. R. Acad. Sc., Paris. 259 , n°25, gr. 12, p. 4815.

CHAUVIN R.
1965 - Progrès récents de l'écologie des Insectes, spécialement dans ses rapports avec l'éthologie.
Ann. Biol., France, 4 n° 11-12, pp. 585-626.

CHAUVIN R. D'AGUILAR J.
1946 - Les données récentes de la microclimatologie et leur importance en écologie entomologique.
Ann. Biol., France, 22, n° 7-9, pp. 165-195.

CHEVALIER R.L.
1969 - The fine structure of campaniform sensilla on the halteres of *Drosophila melanogaster*.
J. Morphol., U.S.A., 128,n°4, pp. 443-463.

CHIANG H.C.
1968 - Ecology of insect swarms. V. Movement of individual midges, *Anarete pritchardi*, within a swarm.
Ann. Ent. Soc. Amer., 61, n°3, pp. 584-587.

CHILLCOTT J.G.
1961 - A revision of the genus *Roederioides* Coquillet § (*Diptera : Empididae*).
Canad. Entomol., 93, n°6, pp. 419-428.

1962 - A revision of the *Platypalpus juvenis* complex in North Americana (*Dipt.,Empididae*)
Canad. Entomol., 94, n°2, pp. 113-143.

CHVALA M.
1966 - Notes on the genus *Tachydromia* Meig. and the annulimana-group (*Dipt., Empididae*).
Acta Entomol. bohemoslov., 63,n°6, pp. 464-477.

1966 - A new species of the genus *Tachydromia* Meig. from Europe (*Dipt., Empididae*).
Beit. Ent., 15, n°7-8, pp. 787-790.

COLE R.F.
1927 - A study of the terminal structures of male *Diptera* (Two winged flies).
Proc. Calif. Acad. Sci., 4é série, 16, pp. 397-499.

COLLIN J.E.
1959 - Some *Empididae* from Palestine.
Ann. Mag. Nat. Hist., G.B., 2, n°9, pp. 385-420.

COLLIN J.E.
1961 - British Flies *Empididae* (vol. IV). Cambridge, University Press., pp. 1-782.

COLYER et HAMMOND
1951 - Flies of the British Isles. F. WARNE et C° LTD. London et New-York.pp. 1-383.

COMSTOCK J.H.
1918 - The wings of insects. Comstock Publishing C°, Ithaca, pp. 1-430.

COOK E.F.
1949 - The evolution of the head in the larvae of the *Diptera*.
Micro. Entomology, 14, pp. 1-41.

CORBET P.S.
1960 - Patterns of Circadian rhythms in insects.
Cold Spring Harbor Symp. Quant. Biol., 25, U.S.A..

CORBET P.S.
1962 - The age composition of biting mosquitoes populations according to time and level : A further study.
Bull. Ent. Res., 53, n°2.

CORBET P.S.
1964 - Observations on the swarming of mosquitoes in Uganda.
Proc. Roy. Entomol. Soc., London, A, 39, n°1-3, pp. 15-22.

CORBET P.S.
1964 - Nocturnal flight activity of sylvan *Culicidae* and *Tabanidae (Diptera)* as indicated by light-traps : a further study.
Proc. Roy. Entomol. Soc., London, A, 39, n° 4-6, pp. 53-67.

CORBET P.S.
1965 - The role of rhythms in insect behaviour.
in : 3rd Symp. R. Entomol., Soc. London Insect Behav., pp. 13-28.

CORBET P.S. HADDOW A.J.
1962 - *Diptera* swarming high above the forest canopy in Uganda, with special reference to *Tabanidae*.
Trans. R. Ent. Soc., London, 114, n°8, pp. 267-284.

CRANE A.E.
1961 - A study of the habits of *Rhamphomyia scutellaris* Coquillet (*Diptera : Empididae*).
Wass. Journ. Biol., 19, n°2, pp.247-263;.

DABROWSKA-PROT E.
1964 - Communities of mosquitoes in three types of forest land.
Ekol. Polska, A, Gr. 12, n° 36, pp. 737-783.

D'AGUILLARD J. et BESSARD A.
1962 - Activité biologique des larves de *Bibio* dans divers composts (Dipt. Bibionides).
in : Soil Organisms (DOEKSEN et VAN DER DRIFT, éd., Amsterdam) pp.103-108.

DAJOZ R.
1966 - Ecologie et Biologie des Coléoptères Xylophages de la Hêtraie (1ère partie).
Vie et Milieu, C *Biol. Terr.*, 17, n°1,

1966 - Ecologie et biologie des Coléoptères Xylophages de la Hêtraie (. n).
Vie et Milieu, C, *Biol. Terr.*, 17, n°2, pp. 637-763.

DALMASSO A.
1966 - Méthode simple d'extraction des Nématodes du sol :
Rev. Ecol. et Biol. Sol., 3, n°3, pp. 473-478.

DAYKIN P.N. et KELLOGG F.E.
1965 - A two-air stream observation chamber for studying responses of flying insects.
Canad. Entomol., 97, n°3, pp. 264-268.

DAYKIN P.N.
1967 - Comportement expérimental. Invertébrés. Orientation of *Aedes aegypti* in vertical AIR CURRENTs.
Canad. Entomolog.,99, n°3, pp. 303-308.

DEB D.C. et RAYCHAUDHURI D.N.
1966 - Optimum temperature requirement for extracting the maximum number of soil insects and mites by a modofied Tullgren apparatus.
Proc. Zool. Soc., India, 19, n°2, pp. 153-160.

DECAMPS H.
1967 - Ecologie des Trichoptères de la Vallée d'Aure.
Ann. Limn., 3, fasc. 3, pp. 399-577.

DELAMARE DEBOUTTEVILLE Cl.
1951 - Microfaune du sol des pays tempérés et tropicaux.
Vie et Milieu, suppl. n°1, pp. 1-362. Hermann et C°, Ed..

DEMOLON et LEROUX
1952 - Guide pour l'étude expérimentale du sol. Gauthier-Villars,éd.,vol.I, 330 pages.

DOWNES J.A.
1955 - Observations on the swarming flight and mating of *Culicoïdes (Dipt.,Ceratopogonidae)*
Trans. R. Entomol. Soc., London, 106, pp. 213-236.

1969 - The swarming and mating flight of *Diptera*.
Ann. Rev. Entomol., U.S.A., 14, pp. 271-298.

1970 - The Feeding and mating Behaviour of the specialized *Empididae (Diptera)* ; observations on Form species of *Rhamphomyia* in the high artic and a general discussion.
Canad. Entomol., 102, n°7,

DUCHAUFOUR Ph.
1964 - Précis de Pédologie. Ed. Masson. Paris.

DUMBLETON L.J.
1966 - Immature stages of two aquatic *Empididae*.
New Zeal. J. Sci., 9, n°3, pp. 565-568.

DUPUIS C.
1950 - Origine et développement des organes génitaux externes des mâles .
Ann. Biol., 26, pp. 1-2.

1963 - Progrès récents de l'étude des genitalia des Hétéroptères. Thèse Fac. Sc. Université de Paris. 2ème thèse Arch. Orig. C.N.R.S., n°386.

DYTE C.E.
1957 - Some interesting habitats of larval *Dolichopodidae (Dipt.)*
Ent. Mont. Mag., 95, pp. 139-143.

1967 - Some distinctions between the larvae and pupae of the *Empididae* and *Dolichopodidae (Diptera)*.
Proc. R. Ent. Soc. London (A), 42, n°7-9, pp. 119-128.

EDWARDS D.K.
1960 - Effect of experimentally altered unipolar air ion density of the Blowfly *Calliphora vicina* R.D.
Canad. J. Zool., 38, pp. 1079-1091.

ELTRINGHAM H.
1927 - On the production of silk by species of the genus *Hilara* Meig. (Dipt.)
Proc. R. Soc., B, 102, pp. 327-334.

EMBERGER L. et Coll.
1968 - Code pour le relevé méthodique de la végétation et du milieu. Ed, C,N,R.S.292 pages.

EMDEM F.I. Van
1951 - The mâle genitalia of *Diptera* and their taxonomie value.
9th. Int. Congr. Ent. Amsterdam, 2 pp. 22-25.

EMDEN F.I. et HENNIG W.
1956 - *DIPTERA. in :* Taxonomist's glossary of genitalia in Insects 8è Copenhagen (Munksgaard) pp. 111-121.

FAGER E.W.
1968 - The community of invertebrates in decaying oak wood.
J. animal. Ecol., G.B., 37, n°1, pp. 121-142.

FISHER R.A., CORBET A.S. et WILLIAMS C.B.
1943 - The relation between the number of species and the number of individuals in a random sample of an animal population.
J. animal Ecol., G.B., 12, n°1, pp. 42-58.

FISHER R.A. et YATES F.
1963 - Statistical tables for biological agricultural and medical research.Oliver et Boyd., éd., Edinburg. (6è éd.) 146 pages.

FREEMAN B.E.
1963 - Studies on the ecology of the *Tipulinae (Diptera)* of a New Forest Nature Reserve. Thèses. Southampton University.

1968 - Studyes on the ecology of adult *Tipulidae (Diptera)* in Southern England.
J. animal Ecol., G.B., 37, n°2, pp. 339-362.

1969 - Studies on the ecology of larval *Tipulinae (Dipt.:Tipulidae)*.
J. animal Ecol., G.B., 38, n°1, pp. 123-146.

FROHNE W.C.
1959 - Predation of dance flies (*Diptera : Empididae)* upon mosquitoes in Alaska, with especial reference to swarming.
Mosquito News, Albany, N.Y., 19, pp. 7-11.

GARDNER W.R.
1960 - Calculation of capillary conductivity from pressure plate outflow data.
Soil, Sci. Soc. Amer.Proc., 20, pp. 317-320.

GAYLORD C.V.
1964 - Simulation d'un système biologique : les petits Diptères.
Mass. Int. Tech. Res. Lab. Electr. Quart. Prog. Rep., 74, pp. 242.

GEORGALA M.B.
1964 - The response of the males of *Pterandrus rosa* (Karsch), and *Ceratitis capitata* Wied. to the synthetic lures (Dipt. ; *Trypedidae)*.
J. Entomol. South Afr., 27, n°1, pp. 67-73.

GHILAROV M.S.

1965 - Some pratical problems of soil Zoology.
Pedobiologica, Allem., 5, n°3, pp. 189-204.

1968 - Die Hauptrichtungen der phylogenetischen Veränderungen der Landarthropoden.
Rev. Ecol. Biol., Sol., 5 , n°4, pp. 587-603.

GIRSCHENER E.

1894 - Beitrage zur Biologie von *Hilara*.
Ent. Nachr. Berlin, 20, pp. 61-64.

GONDRASHOFF S.F.

1967 - An extraction method for rapid counts of insect eggs and small organisms.
Canad. Entomologist, 99, n°3, pp. 300-303.

GOUIN F.J.

1959 - Morphology of the larval head of some *Chironomidae (Diptera : Nematocera)*.
Studies in Invert. Morph. Smithson Misc. Coll., Washington, 137, pp. 175-201.

GRUHL K.

1924 - Paarungsgewohnheiten der Dipteren.
Z. Wiss. Zool., 122, *pp. 205-280.*

1963 - Sind Tänze von Weibchen bei *Empis* und *Rhamphomyia (Diptera)* an gewisse Sondermerkmale gebunden.
Mitt. Deutsch. Ent. Ges., Berlin, 22, pp. 88-96.

GRZYBOWSKA B.

1957 - The innervation and sense organs in the wing of *Ornithomyia biloba* Dufour (*Diptera : Hyppoboscidae*).
Bull. Ent. Pologne, Varsovie, 26, pp. 175-185.

HADDOW A.J.

1964 - Observations on the bitting habits of mosquitoes in the forest canopy at Zika, Uganda, with special references to the crepuscular periods.
Bull. Ent. Res., G.B., 55, n°3, pp. 589-608.

HADLEY

1969 - The adult biology of the crane Fly *Molophilus* ater Meig.
Journ. An. Ecology, 38, n°3, pp. 765-790.

HAMM A.H.

1908 - Observations on *Empis livida*.
Ent. Mon. Mag., 44, *pp.* 181-184.

1909 - Further observations on the *Empidinae*.
Ent. Mon. Mag., 45, pp. 132-135.

1927 - On the epigamic behaviour of *Hilara maura* Fab. and two allied species.
Proc. R. Soc., B, 102, pp. 334-338.

HANEC W. BRACKEN G.H.

1962 - Response of female horse flies (*Tabanidae : Diptera*) to flight.
Ann. Entomol. Soc. Amer., 55, n°6, pp. 720-721.

HARDY G.H.

1957 - The median field in the wing-venation of *Diptera*.
Ent. Mon. Mag., London, 93, pp. 86-88.

HARNISCH O.

1955 - Das Tracheen-system der Larve von *Camptochironomus tentans* und seine systematische Bedeutung.
Zool. Anz., Leipzig, 155, pp. 240-243.

HARWOOD R.F.

1964 - Physiological factors associated with male swarming of the mosquito *Culex tarsalis*.
Mosquito News, U.S.A., 24, n°3, pp. 320-325.

HAUFE W.O.

1958 - Quantitative study of the stimulation of flight activity in adult mosquitoes by interaction of physical factors in the environments.
Thèse.

1961 - Effect of adaptation on stimulation of flight in *Aedes* in a changing environment.
Canad. Entomol., 93, pp. 522-539.

1963 - Ethological and statistical aspects of a quantal response in mosquitoes to environmental stimuli.
Behaviour, Netherl., 20, n°3-4, pp. 221-241.

HAUFE W.O.
1964 - Quantitative measurements of activity of *Aedes aegypti* (L.) (*Culcidae : Diptera*) in response to changes in the hygrothermal environment.
Int. J. Biomereorol., 7, n°3, pp. 245-264.

1964 - Visual attraction as a principle in design of mosquito traps.
Canad. Entomol., 96, n°1-2, pp. 118-119.

HEALEY I.N.
1970 - Abundance and feeding preference of fly larvae in two woodland soils.
IVè Congr. Zool. Sol., Dijon.

HENNIG W.
1936 - Der männliche Kopulations Apparat der Dipteren III, *Psychododae* und *Asilidae*.
Zool. Anz.,

1948 - Die Larvenformen der Dipteren. Akademie Verlag. Berlin. Tomes 1, 2, 3.

HINTON H.E.
1947 - On the reduction of Functional spiracles in the Aquatic larvae of the holometabola with notes on the moulting process of spiracles.
Trans. R. Entomol. Soc., London, 98, pp. 449-473.

1968 - Advances in insect physiology. Ed. BEAMENT, TREHERNE et WIGGLESWORTH. 5 .

HOBBY B.M. et SMITH K.G.V.
1961 - The bionomics of *Empis opaca* Meig..
Ent. Mont. Mag., 92, pp. 204-208.

1961 - The bionomics of *Empis tessellata* F.
Ent. Mont. Mag., 92, pp. 2-10.

1961 - The immatures stages of *Rhamphomyia (Megacytta), anomalipennis* Mg,.
Ent. Mont. Mag., 92, pp. 138-139.

HOLMGREN N.
1904 - Zur Morphologie des Insektenkopfes. II. Einiges über die Reduktion des Kopfes der Dipterenlarven .
Zool. Anz., 27, n°11, pp. 343-355.

JARDIN F. (du)
1849 - Sur la structure des trachées des Insectes et la non-existence d'une circulation péritrachéenne chez ces animaux.
C. R. Acad. Sci., 28, p. 674.

JOURDHEUIL P. et MISSONNIER J.
1964 - Remarques sur quelques phénomènes de régulation du cycle saisonnier des Insectes.
Rev. Gen. Sci., 71, pp. 25-37.

KEILIN
1916 - Recherches sur les larves de Diptères Cyclorrhaphes.
Bull. Sci., France- Belgique, 49, n°7, pp. 15-198.

KELLOG F.E. et WRIGHT R.H.
1962 - The olfactory guidance of flying insects. A technique for observing and recording flight paths.
Canad. Entomol., 94, pp. 486-493.

KESSEL E.L.
1947 - *Empimorpha geneatis* Melander a balloon fly from California with a chemical examination of its balloons *(Diptera : Empididae)*.
Pan Pacific Entomol., 23, pp. 181-192.

1951 - A new species of ballon-bearing *Empis* and an account of its mating activities *(Diptera : Empididae)*.
Wasmann J. Biol., 9, n°2.

1955 - The mating activities of balloon flies.
Systematic Zoology, 4, pp. 97-104.

1959 - Introducing *Hilara wheeleri* Melander as a balloon maker and notes on other North American balloon flies.
Was. J. Biol., U.S.A., 17, n°2, pp. 221-230.

1960 - The response of *Microsania* and *Hormopeza* to smoke. (*Diptera : Platypezidae* and *Empididae)*.
Pan-Pacif. Entomol., U.S.A., 36, n°2, pp. 67-68.

1961 - Observations on the mating behavior of *Platypezina pacifica* Kessel (*Diptera : Platypezidae*).
Wasmann J. Biol., U.S.A., 19, n°2, pp. 295-299.

KESSEL E.L.
1968 - Circumversion and mating positions in *Platypezidae* an expanded and emended account (*Diptera*).
Wasmann J. Biol., U.S.A., 28, n°2, pp. 243-253.

KOREF-SANTIBANEZ S.
1963 - Courtship and sexual isolation in five species of the mesophragmatica group of the genus *Drosophila*.
Evolution, U.S.A., 17, n°1, pp. 99-106.

KOSKINEN R.
1968 - Seasonal and diel emergence of *Chironomus salinarius* Kieff. (*Dipt.: Chironomidae*) near Bergen, Western Norway.
Ann. Zool. Fenn., 5, n°1, pp. 64-70.

1969 - Observations on the swarming of *Chironomus salinarius* Kieff. (*Dipt.: Chironomidae*).
Ann. Zool. Fenn., 6, n°2, pp. 145-149.

KOVALEV V.G.
1966 - Contribution à la connaissance de la faune et de l'écologie des Diptères de la sous-famille de *Tachydromiinae (Diptera : Empididae)* dans la zone centrale de la partie européenne de l'U.R.S.S.).
Entomol., Obozrenie, S.S.R.R., 45, n°4, pp. 774-778.

KREMMER
1965 - Contribution à l'étude du genre Culicoïdes Latreille. Ed. Lechevalier. Paris.

KRIVOSHEINA N.P.
1959 - Quelques types morpho-écologiques des larves humicoles de Diptères. (En russe).
Zh. Obshch. Biol. S.S.S.R., 20, n°5, pp. 405-408.

1964 - Srronie golovy lieinok i estestvennaja sistema otrjada dvukrylych (Dipterama). Head structure of larvae and natural system of the order Diptera.
Zoologiceskij Zurnal, 43, pp. 193-205.

1966 - Les Invertébrés peuplant les sols des forêts de type normal dans le domaine forestier de Kadnikov du district de Vologda .Etude faunistique et écologique.(EN russe).
Moskva, Izdat. Nauka, pp. 166-180.

KRIZELJ S.
1969 - Recherches sur l'écosystème forêt. Série B : la chênaie mélangée calcicole de Virelles-Blaimont .33 Diptères récoltés dans les bacs d'eau.
Bull. Rech. Agron., Gembloux. 4, n°1, pp. 111-120.

KRYSTOPH H.
1961 - Vergleichend-morphologische Untersuchungen and den Mundteilen bei Empididen (*Diptera*)
Beitr. Entomol., 2, n°7-8, pp. 824-872.

LAURENCE B.R.
1948 - Observations on *Microphorus crassifer*.
Ent. Mon. Mag., 84, pp. 282-283.

1953 - On feeding habits of *Clinocera* (Wiedermann) bistingmata curtis (*Diptera : Empididae*)
Proc. R. Ent. Soc., London, A, 28, pp. 10-12.

LAURENT R.F.
1969 - La especiacion simpatrida es un fenomeno frecuente ?
Acta Zool. Lilloana Argent., 24, pp. 39-47.

LEFEUVRE J.C.
1966 - A propos des déplacements d'Insectes aquatiques dans l'Ouest de la France.
91é Congr. Soc. Sav., RENNES, 3, pp. 41-47.

1969 - Recherches sur les organes alaires des *Blattaria*.
Thèse. RENNES. pp. 1-390.

1970 - Influence d'une privation prématurée en hormone juvénile sur la morphologie tégumentaire de *Blabera cranifer* Burm. 1838.

LEVINS R.
1968 - Toward an evolutionary theory of the niche. *in :* Evolution and Environment.
Ed. E.T. BRACKE, pp. 325-340.

LEWIS T.
1969 - The diversity of the insect fauna in a hedgerow and neighbouring fields.
J. appl. Ecol., G.B., 6, n°3, pp. 453-458.

LEWIS T. et TAYLOR L.R.
1965 - Diurnal periodicity of flight by insects.
Trans. R. Ent. Soc., London, 116, n° 15, pp. 393-476.

1968 - Introduction to experimental ecology. Acad. Press., London, 401 pages.

LINDNER E.
1956 - Die Fliegen der Palaearktischen Region. Vol. IV, 28, *Empididae*. E. Schweizerbartsche Verlagsb., pp. 1-639.

1958 - Tanzfliegen.
Kosmos, Stuttgart, 53, pp. 261-264.

LUNDBECK W.
1907 - *Diptera danica*. Volumes 1 à 7. Copenhagen.
1927

LYON J.P.
1967 - Déplacements et migrations chez les *Syrphidae*.
Ann. Epiphyties, 18, n°1, pp. 117-118.

1968 - Contribution à l'étude biologique de *Xanthandrus comtus* Harr.*(Dipt. Syrphidae)*.
Ann. Epiphyties, 19, n°4, pp. 683-693.

MACFADYEN A.
1962 - Soil arthropod sampling.
Adv. ecol. res., G.B., 1, pp. 1-34.

1968 - Notes on methods for extraction of small soil arthropods by the gradient apparatus.
Pedobiologia, 8, n°3, pp. 401-406.

MADGE D.S.
1965 - A study of the arthropod fauna of four contrasting environments.
Pedobiol., 5, n°4, pp. 289-303.

MAGUIRE B.
1967 - A partial analysis of the niche.
Amer. Naturalist, 101, n° 922, pp. 515-526.

MALLOCH J.R.
1917 - A preliminary classification of *Diptera*, exclusive of Pupipara, based upon larval and pupal characters, with keys to imagines in certain families. Part. I.
Bull. III, St. Lab. Nat. Hist., 12, n°3, pp. 161-407.

MARLER P.
1969 - The interface between organismal and populational biology II.
Amer. Zoologist., 9, n°2, pp. 261-267.

McFADDEN N.W.
1961 - An improved technique for using the Berlèse.
Entomol. News., U.S.A., 72, n°6, pp. 150-152.

McGHEHEY J.H.
1966 - A technique for rearing larvae of *Medetera aldrichii (Diptera : Dolichopodidae)*.
Ann. Ent. Soc. Amer., 59, n°2, pp. 290-292.

McKITTRICK F.A.
1964 - Evolutionary studies of cockroaches.
Cornell *Univ. Agri. Exp. Sta. Mem.*, n° 389, 197 pages.

MEATS A.
1967 - The relation between soil water tension and growth rate of larvae of *Tipula oleracea* and *Tipula paludosa (Diptera)* in turf.
Ent. Exp. Appl., 10, n°3-4, pp. 312-320.

1967 - The relation between soil water tension and rate of development of the eggs of *Tipula oleracea* and *Tipula paludosa (Diptera, Nematocera)*.
Ent. Exp. Appl., 10, n°3-4, pp. 394-400.

MEIJERE J.C.H. (de)
1917 - Beitrage zur Kenntnis der Dipteren-Larven un Puppen.
Zool. Jahrb., Syst., 40, pp. 177-322.

MELANDER A.L.
1902 - Monograph of the North American Empididae.
Trans. Amer. Ent. Soc., 28,

1927 - Family *Empididae* genera insectorum.
Fasc. 185, pp. 434.

1947 - Synopsis of the *Hemerodromiinae (Diptera Empididae)*.
J.N.Y. Ent. Soc., 55, pp. 237-273.

MENEES J.H.
1962 - The skeletal elements of the gnathocephalon and its appendages in the larvae of higher *Diptera*.
Ann. Ent. Soc. Amer., 55, n°6, pp. 607-616.

MERCIER L.
1915 - Caractère sexuel secondaire chez les Panorpes. Le rôle des glandes salivaires des mâles.
Arch. Zool. Exp. Gen., 55, pp. 1-5.

1924 - Deux espèces de Diptères remarquables des rives du canal de Caen à la mer.
Bull. Soc. Zool., France, 49, n° 3 à 5, pp. 234-237.

1925 - Diptères de la côte du Calvados (5ème liste).
Ann. Bull. Soc. Ent., Belgique, 65, pp. 173-181.

NAGEOTTE J.
1944 - Etude sur le balancier des Diptères.
Arch. Zool. Exp. Gén., 83, pp. 99-111.

NARCHUK E.P.
1966 - Réduction des ailes chez les Diptères *Chloropidae*. (En russe).
Zool. Zh., S.S.S.R., 45, n°8, pp. 1187-1195.

NIEMCZYK W.
1963 - L'innervation et les organes sensoriels des ailes des Diptères et comparaison avec l'innervation des ailes d'Insectes d'autres ordres.
Acta Zool. 8, pp. 351-462.

ODUM E.P.
1969 - The strategy of ecosystem development.
Sciences, U.S.A., 164,n°3877, pp. 262-270.

OSTEN-SACKEN C.R.
1877 - A singular habit of *Hilara*.
Ent. Mont. Mag., 14, pp. 126-127.

1886 - Eine Beobachtung an *Hilara (Dipt.)*
Ent. Nachrichten, n°1, pp. 1-2.

PAJUNEN V.
1963 - Reproductive behaviour in *Leucorrhinia dubia* V.D. Lind. and *L. rubicunda* L. (*Odon. Libellulidae*).
Ann. Ent. Fenn., 29, pp. 106-118.

PARMENTER L.
1950 - Observations on *Rhamphomya sulcata* (Dipt.: *Empididae*).
Ant. Mon. Mag., 86, pp. 255-256.

PESCHKEN D., THROSTEINSON A.J.
1965 - Visual orientation of black flies (*Simuliidae : Diptera*) to colour, shape and movement of targets.
Ent. Exp. Appl., Pays-Bas, 8, n°4, pp. 282-288.

PIHAN J.C.
1966 - La trachéation larvaire de *Tipula flavolineata* (Diptère, Nématocère).
Arch. Zool. Exp. gén., 107,n°2, pp. 261-274.

POPHAM E.
1964 - The migration of aquatic Bugs with special reference to the *Corixidae (Hemiptera : Heteroptera)*.
Arch. Hydrobiol., 60, pp. 450-496.

POSSOMPES B.
1947 - Les glandes endocrines post-cérébrales des Diptères.
Bull. Soc. Zool., Fr., 72, pp. 57-62.

POULTON E.B.
1906 - Predaceous insects and their prey.
Trans. Ent. Soc., London , pp. 379-409.

1913 - *Empididae* and their prey in relation to courtship.
Ent. Mont. Mag., 49, pp. 177-180.

POWELL P.B.
1904 - *The developpement* of wings of insects.
J.N.Y. Ent. Soc.,12, pp. 237-242 ; 13, pp. 5-22.

POWELL J.A.
1964 - Observations on flight behavior and prey of the dance fly, *Rhamphomyia curvipes* Coquillet (*Diptera : Empididae*).
Wasmann J. Biol., U.S.A., 22, n°2, pp. 311-321.

POWELL J.A. et STAGE G.I.
1962 - Prey selection by Robberflies of the genus *Stenopogon*, with Particular Observations on *S. engelhardti* Br. (*Diptera :Asilidae*).
Wasmann J. Biol., 20, n°1, pp. 139-157.

PRINGLE J.W.S.
1957 - Travail de J. SMART (en collaboration) sur *Empis tessellata*. *Camb. Monogr. in Exp. Biol.*, Cambdrige Univ. Press., 92 pages.

RAPOPORT E.H. et TSCHAPEK M.
1967 - Facteurs écologiques. Soil Water and soil fauna. *Rev. Ecol. Biol. Sol.*, Fr., 4, n°1, pp. 1-58.

RAZET P.
1961 - Recherches sur l'uricolyse chez les Insectes. *Bull. Soc. Sci.*, Bretagne, pp. 1-206.

REICHARD H.
1929 - Untersuchung über den genital Apparat der Asiliden. *Z. Wiss. Zool.*, Leipzig.

REISEN W.K. et FOX R.C.
1970 - Some ecological note on lotic dipteran emergence in Prater's creek, South carolina. *Ann. Entomol. Soc. Amer.*, 63, n°2, pp. 624-625.

RICHARD G.
1950 - Le phototropisme des Termites en rapport avec leur anatomie sensorielle. *Ann. Sc. Nat. Zool.*, 12,pp. 485-604.

RICHARDS L.A.
1949 - Methods for measuring soil moisture tension. *Soil. Sc.*, 68, pp. 95-112.

RICHARDS O.W. et SOUTHWOOD T.R.E.
1967 - The abundance of insects : introduction. *In : Insect Abundance, 4th Symp. R. Entomol. Soc.*London. Oxford, Sci. Publ.,pp.1-7.

RICOU G.
1967 - Etude biocoenotique d'un milieu naturel : la prairie permanente pâturée. *Thèse Doct. Ing.* Paris. Imp. Bussiere. Saint-Amand.

1967 - *-id-* . *Ann. Epiphyties*, 18,n°1, pp.

RIOUX J.A., DESCOUS S. et CORRE J.J.
1968 - Application des méthodes phyto-écologiques à la détection et l'étude des biotopes larvaires des Diptères hématophages du genre *Leptoconops (Diptera ; Ceratopogonidae, C. R. Acad. Sc.*, 267, 1219-1222.

1968 - Ecologie et *Leptoconops irritans* Noe,1905, en Moyenne-Camargue. Localisation et dynamique des biotopes larvaires. *Terre et Vie*, 114,n°4, pp. 458-469.

RODENDORFF B.B.
1946 - Evolucija kryla i filogenoz dlinousnych dwu krylych *Oligoneura (Diptera :Nematocera) Tr. Paleont. Inst. Akad. Nank. S.S.S.R.*, 13, pp. 1-103.

1968 - Phylogénie des Insectes et données de la Paléontologie. *Entomol. Obozrenie S.S.S.R.*, 47, n°2, pp. 322-42.

RYNICHI MATONDA
1958 - On the Origine of the external genitalia of insects. *Ann. Ent. Soc. Amer.*, 51, n°1, pp. 84-94.

SCHOELLER J.
1956 - Demonstration expérimentale de l'origine maxillaire des crochets buccaux chez la larve de *Calliphora erythrocephala* Meig. (Diptère Cyclorrhaphe). *C. R. Acad. Sc.*, 254, n°25, p;4347.

1964 - Origine maxillaire des crochets buccaux chez les larves de *Calliphora erythrocephala* Meig. *Arch. Zool., Exp. Gen.*, 103,n°1, p. 216.

SCHREMMER F.
1957 - Funktionsmorphologische Studien an Dipterenlarven. *Zool. Anz.*, 20, pp. 301-305.

1951 - Die Mundteile der Brachycerenlarven und der Kopfbau der Larve von *Stratiomys chamaelon* L. *Ost. Zool. Z.*, 3, n°3-4, pp. 326-397.

SEGUY E.
1951 - Biologie des Diptères. Encyclopédie Entomologique, 26. 609 pages. Ed. Lechevalier.

1958 - Ordre des Diptères. *in :* Traité de Zoologie, P.P. GRASSE, 10, pp. 449-745.

SMITH F.R.E.S.
1948 - Some observations on *Empis livida* (L.) (Dipt.: *Empididae*), with notes on prey. *Ent. Mont. Mag.*, 9, n°4.

SMITH K.G.V.
1965 - A new species of *Stilpon* Loew,1859 (*Diptera : Empididae*). From Portugal. *Proc. R. Entomol. Soc.*, London, 34, n°3-4, pp. 48-50.

1965 - *Diptera* from Nepal. *Empididae*. *Bull. British Museum, Ent.*, 17,n°2.

1968 - The immature stages of *Rhamphomya sulcata* Meig. (*Dipt.: Empididae*) and their occurence in large numbers in pasture soil. *Entomologist's Mag.*, G.B., 104,n° 1244-46. pp. 65-68.

1969 - *Platypalpus (Cleptodromia) longimana* Corti, new to Britain and the male of *P.altera* (Collin) (Dipt.: *Empididae*). *Ent. Mont. Mag.*, G.B., 105,pp. 108-116.

SNODGRASS R.E.
1933 - Morphology of the insect abdomen. I. General structure of the abdomen and its appendages. II. The genital ducts and the ovipositor. *Smith. Mis. Coll.*,

1935 - Principles of Insect Morphology. Mc Graw-Hill, New-York, 667 pages.

SOMMERMAN K.M.
1962 - Notes on two species of *Oreogeton*, predaceous on black fly larvae, Diptera : *Empididae* and *Simullidae*. *Proc. Entomol. Soc.*, Washington, 64,n°2, pp. 123-129.

SOULE M. et STEWART B.R.
1970 - The "niche-variation" hypothesis. A test and alternatives. *Amer. Naturalist.*, 104, n°935, pp. 85-97.

SOUTHWOOD T.R.E.
1966 - Ecological Methods. Methuen et Co. LTD. London. 391 pages.

SPRINGETT J.A.
1964 - A method for culturing enchytraeidae. *Oikos. Danemark*, 15, n°1, pp. 175-177.

STEYSKAL G.C.
1964 - The subgenus Neocota of the genus *Rhamphomyia (Dipt.: Empididae)*. *Ann. Entomol. Soc. Amer.*, 57, n°4, pp. 466-468.

SYRJAMAKI J.
1964 - Swarming and mating behaviour of *Allochironomus crassiforceps* Kieff. (Dipt. : *Chironomidae)*. *Ann. Zool., Fenn.*, 1, n°2, pp. 125-145.

1966 - Dusk swarming of *Chironomus pseudothummi* Strenske (Dipt.:*Chironomidae)*. *Ann. Zool. Fenn.*, 3, n°1, pp. 20-28.

1967 - Laboratory studies on the swarming behaviour of *Chironomus strenzkei* Fittkau in litt. (Dipt.: *Chironomidae)*. II. Daily rhythm of swarming during artificially changed light intensities. *Ann. Zool., Fenn.*,4, n°4, pp. 19-28.

TANNER C.B. et ERLICK D.E.
1958 - Volumetric porous pressure plate apparatus for moisture hysteresis measurments. *Soil Sc. Soc. Amer. Proc.*, 22, pp. 575-576.

TAYLOR L.R.
1963 - Analysis of the effect of temperature on insects in flight. *J. Anim. Ecology*, G.B., 32, n°1, pp. 99-117.

THIBAUD J.M. et VANNIER G.
1970 - Etude de l'action des facteurs température et humidité sur la durée de l'intermue de *Mesachorutes quadriocellatus (Collembola : Hypogastruridae)* et du concept de disponibilité en eau appliquée à une population de cette espèce guanobie. *Ann. Spéléol.*, Fr., 24, n°3, pp. 613-618.

THORSTEINSON A.J. et BRACKEN G.K.
1966 - The orientation behaviour of horse flies and deer flies. (*Tabanidae : Diptera*). V. The influence of the number and inclination of reflecting surfaces on attractiveness to Tabanids of glossy black polyhedra. *Canad. J. Zool.*, 44, n°2, pp. 275-279.

TOUFFET J.
1970 - Aperçu sur la végétation de la région de Paimpont. *Botanica Rhedonica*, (A), n°8, .

TREHEN P.

1960 - Contribution à l'étude morphologique des segments génitaux du mâle d'*Hilara maura* Fab. (Dipt.: *Empididae*).
Bull. Soc. Sc., Bretagne, 35, pp. 285-295.

1962 - A propos de la variation spécifique de la forme des pièces génitales dans le genre *Hilara* Meig. (Dipt. Brachycères Orthorrhaphes Empidoïdes).
Bull. Soc. Zool., Fr., 86, pp. 661-669.

1962 - Contribution à l'étude de l'anatomie de l'hypopygium dans la famille des *Empidinae*.
Bull. Soc. Zool., Fr., 87, pp. 498-508.

1962 - *Pararhamphomyia bicolor* Macq. (Dipt. Brachycère Orthorrhaphe *Empidoidea Empidinae* à larves "paludicoles" .
Bull. Soc. Zool., Fr., 87, pp. 443-451.

1963 - A propos de la structure du cerveau des Diptères ; les corps pédonculés d'*Empis tessellata* Fabr. (*Empididae*).
C. R. Acad. Sc., 257, n°1, pp. 245-247.

1965 - A propos de l'offrande nuptiale chez *Hilara maura* Fab. et *Hilara pilosa* Zett. (Insectes Diptères *Empididae*).
C. R. Acad. Sc., 260, pp. 2603-2605.

1966 - Diptères Empidides de l'Ouest de la France.
Cahier des Naturalistes., 22, pp. 1-3.

1966 - Sur une nouvelle espèce du genre *Megacyttarus* (Dipt.: *Empididae*).
Ann. Soc. Ent., France (n.s.), 2, pp. 625-628.

1967 - Introduction à l'écologie des Diptères Empidides.
91éme Congr. Soc. Sav., Rennes. pp. 57-64.

1968 - Description des stades préimaginaux et données sur la biologie de *Phyllodromia melanocephala*.
Rev. Ecol. Biol. du Sol. 6, pp.41-52.

1968 - Contribution à l'étude du comportement naturel et à l'écologie de *Megacyttarus crassirostris* Fallen, 1816.
Vie et Milieu, (C), 19, pp. 460-484.

1968 - Données nouvelles sur la morphologie et l'écologie des larves terrestres de Diptères Empidides.
16ème Congr. Intern. Ent., Moscou. (sous presse).

1969 - Contribution à l'écologie des Diptères Empidides. Description et analyse écologique des différents comportements de vol et de pariade chez plusieurs espèces du genre *Hilara* Meig.
Rev. Comp. Anim., 3, pp. 1-24.

1969 - Contribution à l'étude de la trachéation larvaire chez les *Empididae* (Dipt.: Orthorrhaphes) : son intérêt des points de vue phylogénétique et écologique.
C. R. Ac. Sc., 268, pp. 1965-1968.

1970 - Caractères génitaux et détermination des femelles d'*Hilara (Dipt.: Empididae)*.
Cah. Natur., 26, pp. 21-27.

1970 - Répartition des Diptères à larves édaphiques en fonction de la texture et des états hydriques dans divers types de sol.
IVè Congr. Intern. Zool. du sol. Dijon.

TSACAS L.

1961 - Recherches sur la structure et le fonctionnement de la tête et des pièces buccales larvaires des Rhagionides Diptères.
Mem. Mus. Natl.Zool. Hist. nat., A, 27, n°2, pp. 147-235.

TULLGRENN A.

1917 - Ein sehr einfacher Anslese apparat für Terricole Tierformen.
Z. angew. Ent., 4, pp. 149-150.

TUOMIKOSKI R.

1935 - Ein vermutlicher Fall von geographicher Parthenogenesis bei der Gattung *Tachydromia (Dipt. : Empididae)*.
Ann. Ent. Fenn., I, pp. 38-43.

1939 - Beobachtungen über das Schwärmen und die Kopulation einiger Empididen (Dipt.)
Ann. Ent. Fenn., 5, n°1, pp.

TURNOCK W.J.

1957 - A trap for insect emerging from the soil.
Canad. Ent., 89, pp. 455-456.

VAILLANT F.
1948 - Les premiers stades de *Liancalus virens* Scop. (*Dolichopodidae*).
Bull. Soc. Zool., Fr. 73, pp. 118-130.

1950 - Contribution à l'étude des *Empididae Atalantinae* des Alpes Françaises.
Trav. Lab. Hydr. Univ., Grenoble, pp. 49-57.

1951 - Un *Empididae* destructeur des Simulies.
Bull. Soc. Zool. Fr., 76, n°5-6, pp. 371-379.

1952 - Les larves hygropétriques et les nymphes de quelques *Empididae Atalantinae*.
Trav. Lab. Hydr. Univ., Grenoble, pp. 39-46.

1953 - *Kowarzia barbatula* Mik et *Dolichocephala ocellata* : deux Empidides à larves hygropétriques.
Bull. Soc. Zool., Fr. 77, n°5-6.

1964 - Revision des *Empididae Hemerodromiinae* de France, d'Afrique du Nord et d'Espagne.
Ann. Soc. Ent., France, 133,pp. 143-171.

1967 - La répartition des *Wiedemania* dans les cours d'eau et leur utilisation comme indicateurs de zones écologiques (*Diptera : Empididae*).
Ann. Limn., 3, n°2, pp. 267-293.

VAILLANT F. et DELHOM M.
1956 - Les formes adaptatives de l'appareil bucco-pharyngien chez les larves de *Stratiomyiidae (Diptera)*.
Bull. Soc. Hist. nat., Afrique du Nord, 47, pp. 217-250.

VANNIER G.
1967 - Définition des rapports entre les microarthropodes et l'état hydrique des sols.
C. R. Ac. Sc., (D), 265, pp. 1741-1744.

1967 - Etude,in situ,des réactions de la microfaune au déssèchement progressif d'un type de sol donné.
C. R. Ac. Sc., (D), 265, pp. 2090-2092.

1970 - Réactions des microarthropodes aux variations de l'état hydrique du sol.
Editions du C.N.R.S., 258 pages.

VANNIER G. et CANCELA Da FONSECA J.P.
1966 - L'échantillonnage de la microfaune du sol.
La terre et la vie, n°1, pp. 77-104.

VERHEIJEN F.J.
1958 - The mechanisms of the trapping effect of artificial light sources upon animals.
Arch. Zeerl. Zool., 13, pp. 1-107.

WELLINGTON W.G.
1945 - The effect of groung temperature inversion upon flight activity.
Canad. Entomol., 76, pp.22-23.

WESCHE W.
1903 - The genitalia of both the sexes in *Diptera*, and their relation to the armature of the mouth.
Trans. R. Soc. London, 9, n°2.

WHITTEN J.M.
1955 - A comparative morphological study of the tracheal system in Larval *Diptera*. Part. I.
Quart. J. Micr. Sc., 96, pp. 257-278.

WIGGLESWORTH V.B.
1950 - A new method for injected insect trachees and tracheoles.
Quart. J. Micr. Sc., 91, pp. 217-224.

ZACWILICHOWSKI J.
1934 - Die Sinnesnervenelemente des Schwingers und dessen Homologie mit dem Flügel der *Tipula paludosa* Meig..
Bull. Acd. Polon., Sci. Lettres, B. pp.397-413.

ZUMPT F. et HEINZ H.J.
1950 - Studies on the sexual armature of *Diptera*. A contribution to the study of the morphology of the male terminalia of *Calliphora* and *Scatophaga (Dipt. : Calliphoridae)*.
Ent. Mont. Mag., 4, pp. 11-12.

SOMMAIRE.

INTRODUCTION GENERALE. 1

Chapitre I : ORGANISATION ALAIRE. 9

L'AILE DES DIPTERES : ETAT DE LA QUESTION. 11

I - *SCLERITES ALAIRES.* 11

II - *INNERVATION ALAIRE : PLAN GENERAL D'ORGANISATION ET ETUDE COMPAREE.* 11

A - Rappel terminologique 11
B - Répartition générale des nerfs. 13
C - Etude comparée des cas connus. 14

III - *TERMINAISONS SENSORIELLES DE L'AILE DES DIPTERES.* 15

A - Les sensilles externes. 15
B - Les sensilles internes. 19

L'AILE DES *EMPIDIDAE.* 20

I - *DESCRIPTION ET ORGANISATION GENERALE DE L'AILE DE* XANTHEMPIS STERCOREA. 20

II - *ARTICULATION DE L'AILE DE* KRIPTEMPIS LIVIDA. 21

1) Le sclérite Ax1. 21
Le sclérite Ax2. 23

III - *REPARTITION DES NERFS DE L'AILE ET DES ORGANES QU'ILS DESSERVENT.* 23

IV - *TERMINAISONS SENSORIELLES SUR L'AILE.* 28

V - *VARIATIONS DE L'INNERVATION OBSERVEES CHEZ LES* EMPIDIDAE. 31

PLACE DES *EMPIDIDAE* PARMI LES AUTRES DIPTERES. 35

Chapitre II : ORGANISATION COMPAREE DES *GENITALIA* CHEZ LES *EMPIDIDAE.* 39

I - LE GENRE *HILARA* ex. *Hilara maura* Fab.) 41

A - *LE SEGMENT GENITAL.* 41

B - *LES STRUCTURES GENITALES EXTERNES.* 40

1) Les structures pseudophalliques. 41
2) Les structures euphalliques. 41

C - *MUSCULATURE.* 41

1) Muscles des structures pseudophalliques. 41
2) Muscles des structures euphalliques 42

D - *ETUDE FONCTIONNELLE.* 44

1) Position relative des segments génitaux chez l'Insecte,au repos. 44
2) Position relative des segments génitaux chez l'Insecte, pendant le coït. 44
3) Observations des mouvements possibles par les *genitalia.* 45
4) Action supposée des muscles. 46

II - ETUDE ANATOMIQUE COMPAREE DU COMPLEXE GENITAL EXTERNE CHEZ LES *EMPIDINAE.* 47

A - *LE SEGMENT GENITAL.* 47

B - *STRUCTURES GENITALES EXTERNES.* 50

C - *MUSCULATURE.* 51

-- Musculature comparée des structures pseudophalliques (gonopodes). 51
-- Musculature comparée des structures euphalliques 51
-- Musculature de l'épandrium. 54

D - *ETUDE FONCTIONNELLE.* 55

-- Action comparée des muscles du complexe génital chez les *Empidinae.* 55
-- Action des muscles euphalliques. 56

DISCUSSION. 57

Chapitre III : RECHERCHE DES CARACTERES MORPHOLOGIQUES ET ANATOMIQUES PROPRES AUX FORMES LARVAIRES ET NYMPHALES DES DIPTERES *EMPIDIDAE* EDAPHIQUES. 61

I - CARACTERISATION MORPHOLOGIQUE DES LARVES. 63

A - *CARACTERES GENERAUX DES FORMES LARVAIRES.* 63

B - *CARACTERES DIFFERENTIELS.* 63

-- Premier type larvaire. 67
-- Deuxième type larvaire. 67
-- Troisième type larvaire. 69

II - LE COMPLEXE CEPHALIQUE DES LARVES. 70

A - *MORPHOLOGIE EXTERNE.* 71

B - *ANATOMIE INTERNE.* 72

-- Capsule céphalique 72
-- Complexe maxillo-mandibulaire. 73
-- Complexe labial. 75
-- Cavité buccale et pharyngienne. 75

C - *MUSCULATURE ET FONCTIONNEMENT DU COMPLEXE CEPHALIQUE.* 77

1) Muscles de la capsule céphalique et du complexe mandibulaire. 77
2) Muscles du cibarium-pharynx. 79
3) Muscles protracteurs du complexe céphalique. 79
4) Fonctionnement des pièces buccales. 79
5) Fonctionnement du salivarium et du cibarium-pharynx. 84

D - *COMPARAISON BREVE DES LARVES CONNUES.* 85

III - LE SYSTEME TRACHEEN. 88

A - *PLAN DE LA TRACHEATION LARVAIRE.* 88

Type I (T_1). 90
Type II (T_2). 91
Type III (T_3). 92

B - *LES STIGMATES.* 97

IV - CARACTERISATION MORPHOLOGIQUE ET ANATOMIQUE DES NYMPHES. 102

A - *CARACTERES GENERAUX.* 102

B - *CARACTERES DIFFERENTIELS.* 103

Chapitre IV : RECHERCHES ECOLOGIQUES SUR LES GITES LARVAIRES ET LES LARVES. 111

I - CARACTERISATION DES STATIONS. 113

LOCALITE DE LASSY. 116

LOCALITE DU CHATENAY. 117

- Station I : Ruisseau entre les deux étangs. 118
- Station II : Ruisseau entre les deux étangs. 121
- Station III ; Queue d'étang. 122
- Station IV : Digue du Chatenay. 125
- Station V : Le Moulin. 128

LOCALITE DE VILLENEUVE-MOUAZE. 130

- Le transect T_1 133
- Le transect T_2 134
- Le transect T_3 138

Tableaux primaires des résultats numériques des émergences obtenues en 1967, 1968, 1969 147 à 163

II - DESCRIPTION DES PEUPLEMENTS DIPTEROLOGIQUES DES DIVERS TYPES DE SOL RENCONTRES. 165

A - *IMPORTANCE NUMERIQUE RELATIVE DES DIFFERENTES FAMILLES* 165

B - *ETUDE CORRELATIVE DES POPULATIONS DE QUELQUES FAMILLES A LARVES PREDATRICES.* 168

1) Diversité des peuplements. 171
2) Mise en évidence de corrélations entre les peuplements. 173

C - *ETUDE DE LA REPARTITION DES* EMPIDIDAE. 179

1) Répartition des principales familles. 179
2) Valeur indicatrice de quelques espèces. 181
3) Etude de la répartition de quelques *Empidinae* 183

D - *RELATIONS ENTRE LES VARIATIONS DES CONDITIONS DU MILIEU ET LES FREQUENCES DES EMERGENCES.* 188

1) Station du Chatenay. 188
2) Station de Villeneuve-Mouazé. 193

DISCUSSION. 195

CONCLUSION. 199

Chapitre V : ANALYSE ECO-ETHOLOGIQUE DES COMPORTEMENTS SEXUELS DES *EMPIDINAE*. 201

I - CARACTERISTIQUES ETHOLOGIQUES GENERALES DES *EMPIDIDAE*. 202

II - DESCRIPTION ET ANALYSE ETHOLOGIQUE DES COMPORTEMENTS DE REPRODUCTION DE QUELQUES *EMPIDINAE*. 204

A - *ECO-ETHOLOGIE DES SEQUENCES DE COMPORTEMENT DANS LE GENRE* HILARA. 204

1) Liste des espèces et stations d'observation 205

2) Comportement sexuel-type chez *H. fuscipes* 208

-- *Les mâles, vol de chasse* 209
-- *Les femelles : formation des essaims* 210
-- *Phases-types de la parade nuptiale* 211

3) Mise en évidence de la répartition spatiale et temporelle des imagos lors des comportements sexuels. 213

-- *Recherche d'affinités spécifiques* 213
-- *Distinction écologique entre les essaims* 215
-- *Activité journalière de quelques espèces* 217

4) Etude du déterminisme de l'orientation dans les essaims de femelles. 222

-- *Les repères optiques.* 224
-- *Mise en évidence d'une anémotaxie dans la prise d'orientation.* 226
-- *Influence de la luminosité.* 226

5) Discussion. 228

B - *DESCRIPTION ET ANALYSE ETHOLOGIQUE DES COMPORTEMENTS DE REPRODUCTION DE* MEGACYTTARUS CRASSIROSTRIS 229

1) Comportement sexuel-type. 229

2) Rapport entre les facteurs microclimatiques et les comportements observés. 232

-- *Influence de la température* 232
-- *Relations entre la température et l'hygrométrie.* 233

-- *Influence de la luminosité.* 235

3) Discussion. 236

C - *VALEUR ECOLOGIQUE ET PHYLOGENETIQUE DES DIFFERENTES PHASES COMPORTEMENTALES OBSERVEES.* 238

CONCLUSION GENERALE. 243

METHODES ET TECHNIQUES 249

BIBLIOGRAPHIE. 259

V U :

Le Président de la Thèse

P. RAZET

V U :

Le Directeur de Thèse

P. RAZET

V U et APPROUVE
RENNES, le 21 mai 1971

Le Directeur de l'U.E.R.
des Sciences Biologiques

P. RAZET

V U et PERMIS D'IMPRIMER n° 74 A
RENNES, le 11 juin 1971

Le Président de l'Université de RENNES

C. CHAMPAUD